

131

1127-18

ANNALES
DE
PALÉONTOLOGIE

FONDÉES PAR
MARCELLIN BOULE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION

DE
JEAN PIVETEAU

PROFESSEUR A LA SORBONNE



PARIS
MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS
120, Boulevard Saint-Germain, 120

TOME XXXIX.

CE RECUEIL EST PUBLIÉ AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

TOME XXXIX

SOMMAIRE DU TOME XXXIX

SECRÉTAIRE DE LA RÉDACTION

M^{lle} R. CINTRACT

ASSISTANTE AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

Étude d'un *Perleidus* du Trias de Madagascar, par J.-P. LEHMAN (avec 9 figures dans le texte et 2 planches hors texte).

Une mandibule pathologique de grand Bovidé du loess d'Achenheim, par L. PALES et P. WERNERT (avec 2 planches hors texte).

La trigonodontie des Rongeurs simplicidentés, par S. SCHAUB (avec 57 figures dans le texte).

Classification des Trilobites, par P. HUPÉ (avec 92 figures dans le texte).

(A suivre.)

MASSON et C^{ie}, ÉDITEURS, 120, boulevard Saint-Germain, Paris (6^e).

HISTOIRE GÉOLOGIQUE
DE LA BIOSPHÈRE

LA VIE ET LES SÉDIMENTS DANS LES GÉOGRAPHIES SUCCESSIVES
(comportant un atlas de Paléobiogéographie),

par

HENRI TERMIER

Professeur de Géologie
à la Faculté des Sciences d'Alger

GENEVIÈVE TERMIER

Chargée de Recherches au C. N. R. S.
Alger

Un ouvrage de 721 pages, avec 8 planches hors texte, 35 esquisses en couleurs, 117 figures.
1 carte en noir, 19 tableaux..... Broché : 8 255 fr. Cartonné toile : 8 830 fr.

ANNALES
DE
PALÉONTOLOGIE

TOME XXXIX

Tous droits de traduction,
de reproduction et d'adaptation réservés pour tous pays.

ANNALES
DE
PALÉONTOLOGIE

FONDÉES PAR
MARCELLIN BOULE
PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION

DE
JEAN PIVETEAU
PROFESSEUR A LA SORBONNE

TOME XXXIX



PARIS
MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS
120, Boulevard Saint-Germain, 120

1953

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE. — 1953

ÉTUDE D'UN *PERLEIDUS* DU TRIAS
DE MADAGASCAR

PAR

J.-P. LEHMAN

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

120, Boulevard Saint-Germain, 120.

THE UNIVERSITY OF CHICAGO

THE UNIVERSITY OF CHICAGO

THE UNIVERSITY OF CHICAGO

THE UNIVERSITY OF CHICAGO

ÉTUDE D'UN *PERLEIDUS* DU TRIAS DE MADAGASCAR

PAR

J.-P. LEHMAN

Le présent travail a pour but de décrire un excellent spécimen de *Perleidus* Alessandri de l'Éotrias de Madagascar. J'exprime ici ma sincère gratitude à M. Besairie, qui a déjà si souvent enrichi les collections parisiennes et qui a fait don de ce beau fossile à l'École des Mines, et à M. le professeur Piveteau, qui m'a remis ce *Perleidus* pour que j'en fasse l'étude. La pièce a été photographiée et dessinée, d'après les photographies retouchées, dans le laboratoire de M. le professeur Stensiö, auquel j'adresse mes très respectueux remerciements.

De nombreux travaux consacrés au genre *Perleidus* ont déjà été publiés : parmi ceux-ci, rappelons seulement ceux de Stensiö 1921 (*Perleidus woodwardi*), Stensiö 1932 (*Perleidus stoschiensis*), Piveteau 1934 (*Perleidus madagascariensis*), Lehman 1952 (*Perleidus madagascariensis*, *Perleidus piveteaui*) ; on trouvera dans ce dernier travail un court historique des travaux récents concernant les *Perleididæ*.

Le spécimen étudié fait partie des collections de l'École des Mines de Paris ; la forme des os dermiques de la joue de ce fossile (fig. 3) montre qu'on a affaire à l'espèce *Perleidus madagascariensis* ; cependant les os dermiques de la joue offrent une disposition un peu différente de celle observée dans d'autres exemplaires (cf. Lehman 1952, fig. 85, p. 137) ; ces différences ne doivent pas surprendre, car dans la joue chez les *Palæoniscoidæ* et les Subholostéens on observe souvent d'un individu à l'autre des variations assez amples de la forme des os dermiques (cf. *Boreosomus gillioti*, Lehman 1952).

Comme l'exemplaire considéré complète surtout nos connaissances anatomiques à propos de l'endocrâne, je décrirai d'abord le dermocrâne de l'animal.

DERMOCRANE

OS DE LA FACE INFÉRIEURE DU CRÂNE : PARASPHÉNOÏDE.

Le *parasphénoïde* (*Psph* ; fig. 1 ; A, B) présente un grand processus ascendant unique et pair (pas de processus ascendant antérieur et postérieur). Ce

processus (*pr. asc*) remontait latéralement des deux côtés de l'endocrâne jusqu'au niveau de l'extrémité antéro-inférieure de la fossette d'insertion de l'hyomandibulaire, sous l'orifice inférieur du canal spiraculaire (fig. 9) ; une impression de ce processus (*pr. asc'*) est d'ailleurs visible sur la face latérale de la région orbito-temporale de l'endocrâne de notre spécimen (fig. 4, 8).

Le parasphénoïde n'est perforé par aucun orifice et ses bords ne montrent aucune échancrure vasculaire.

La limite postérieure du parasphénoïde n'est pas observable ; il dépassait

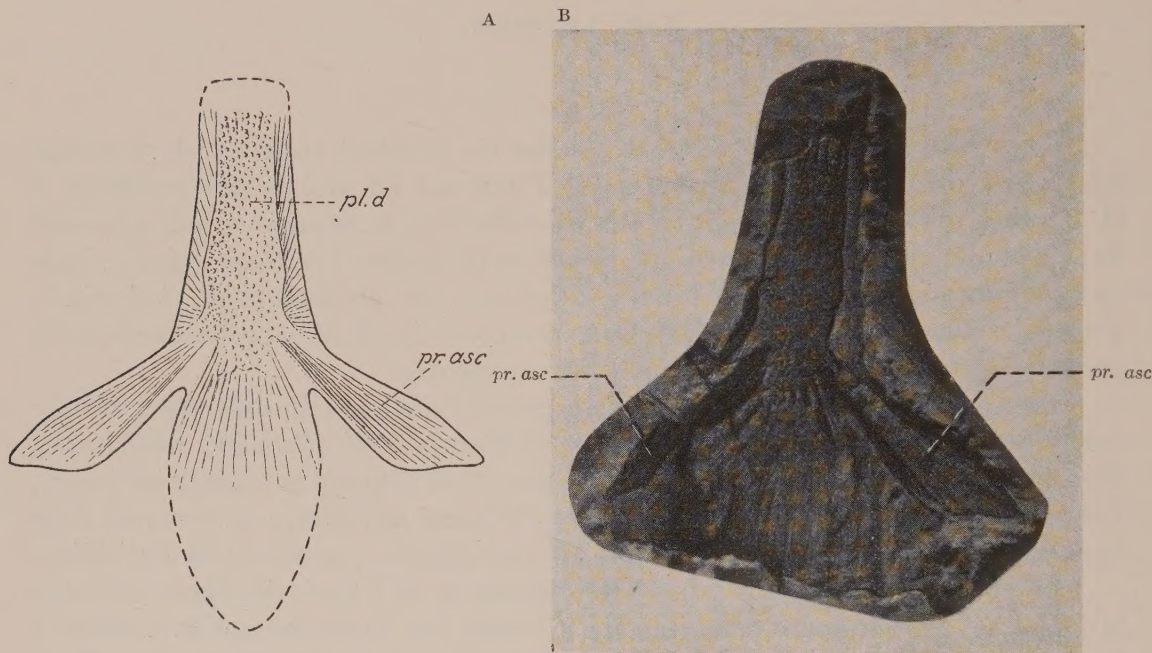


Fig. 1. — *Perleidus madagascariensis*: parasphénoïde. ($\times 5$)
pl. d, plaque dentée ; *pr. asc*, processus ascendant.

postérieurement l'arrière de la fontanelle vestibulaire ; comme il devait être entouré par les deux racines de l'aorte (*r. aort* ; fig. 4, 8), la forme et la longueur de la partie postérieure du parasphénoïde à l'arrière des processus ascendants devaient être voisines de celle qu'admet la reconstitution.

La partie du parasphénoïde située à l'avant des processus ascendants était plane ; elle montrait des dents sur sa face ventrale, mais la surface dentée ne s'étendait pas jusqu'au bords latéraux du parasphénoïde et ne dépassait pas vers l'arrière les creux postérieurs aux processus ascendants ; sur ces processus, au contraire de chez *Pteroniscus cicatrosus* (Lehman 1952, fig. 20), des dents n'ont pu être observées. De même chez *Saurichthys ornatus* (Stensiö 1925, 1932), et chez *Errolichthys mirabilis* (Lehman 1952, fig. 79), chez *Pachycormus* (Lehman 1949),

Aspidorhynchus (Rayner 1948, fig. 24), etc., c'est seulement la partie antérieure du parasphénoïde qui porte des dents.

Les dents du parasphénoïde étaient peu développées et tout à fait différentes des dents hautes et cylindriques des mâchoires, de l'ectoptérygoïde et de l'entoptérygoïde.

Sur la face dorsale de la partie antérieure du parasphénoïde s'étendait une côte (c; pl. I) comparable à celle que l'on connaît chez *Birgeria* (cf. Lehman 1952, fig. 64 A; Nielsen 1949, fig. 60).

TOIT CRANIEN.

Comme dans un exemplaire de *Perleidus piveteaui* déjà décrit dans ma thèse (1952), le **pariétal** droit (gauche en réalité, puisqu'il s'agit d'un fossile négatif) est remplacé par deux os : une grande plaque osseuse portant les pit lines antérieure et moyenne et une petite plaque postéro-médiane (*Pa. post*; fig. 2) portant la pit line postérieure. Cet exemple montre que le pariétal des Actinoptérygiens est un os composé. D'autres exemples de dissociation du pariétal en ses éléments ou de pariétaux à composants dermiques non encore fusionnés sont connus notamment chez *Birgeria mougeoti* (Stensiö 1932), *Brachydegma* (Dunkle 1939), *Boreosomus* (Lehman 1952, p. 78), *Australosomus* (Lehman 1952, p. 151), *Pteronisculus* (Lehman 1952, p. 47) (1).

De même que chez *Perleidus piveteaui*, la fusion est corrélative d'une modification de la direction des pit lines : la pit line postérieure du pariétal est dans le pariétal gauche dirigée antéro-postérieurement, formant un petit crochet vers le centre de radiation de l'os ; la pit line postérieure dans le pariétal postérieur à droite a, au contraire, une direction presque transversale par rapport à l'axe de symétrie du crâne. L'orientation de cette pit line a donc varié avec la fusion conformément à la règle de Jarvik (1948).

JOUE.

La pit line horizontale de la joue (*hp*) occupe une position assez particulière (fig. 3) : elle est située sur la partie supérieure du préopercule ; cette position

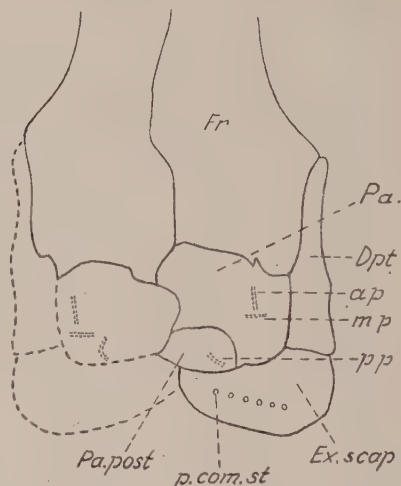


Fig. 2. — *Perleidus madagascariensis*: partie arrière du toit crânien. ($\times 2,5$.)

Dpt, dermoptérotique ; *Ex. scap*, extra-scapulaire ; *Fr*, frontal ; *Pa.*, pariétal ; *Pa. post*, pariétal postérieur ; *ap*, pit line antérieure du pariétal ; *mp*, pit line moyenne du pariétal ; *p. com. st*, pores de la commissure supratemporale ; *pp*, pit line postérieure du pariétal.

(1) Voir une liste plus complète dans Lehman 1952, p. 151.

anormale de la pit line horizontale de la joue est sûrement en rapport avec le fait que le centre de radiation du préopercule chez *Perleïdus madagascariensis* est assez haut sur cet os (cf. fig. 85, Lehman 1952).

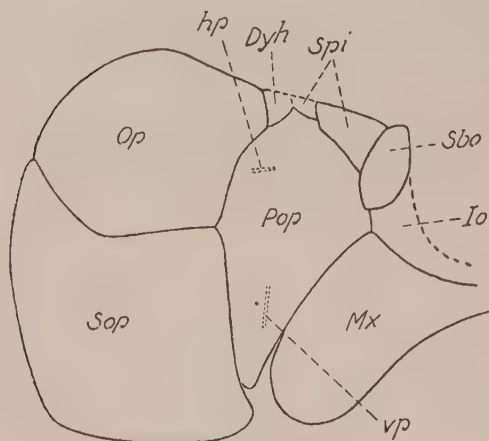


Fig. 3. — *Perleïdus madagascariensis*:
détail de la joue. ($\times 2,5$.)

Dyh, dermohyal ; *Io*, infraorbital ; *Mx*, maxillaire ;
Op, opercule ; *Pop*, préopercule ; *Sbo*, sous-orbital ;
Sop, sous-opercule ; *Spi*, spiraculaires ; *hp*, pit line hori-
zontale de la joue ; *vp*, pit line verticale de la joue.

ENDOCRANE

L'endocrâne (fig. 4, 5, 8, 9 ; Pl. II, A, B) était vraisemblablement ossifié en une seule masse osseuse (cf. fig. 9) (l'avant de l'orbite est cependant mal connu à ce point de vue).

L'endocrâne de *Perleïdus madagascariensis* était proportionnellement plus court et plus large que celui de *Perleïdus stoschiensis* (cf. Stensiö 1932, fig. 59).

La **région occipitale** était limitée à l'avant par la fente occipitale latérale (*f. occ. lat*). Sa face dorsale n'est pas conservée, mais la section de la face pos-

térieure au-dessus du foramen magnum montre une crête occipitale nette (*cr. o*). La face postérieure présente : 1° le foramen magnum (*f. m*), dans lequel passait l'arrière du myélencéphale ; la paroi interne du foramen magnum est, dans le spécimen étudié, en relation avec la paroi externe de l'endocrâne au moins par un court canal d'un nerf spino-occipital (*sp* ; plusieurs canaux de nerfs spino-occipitaux ont pu être observés antérieurement dans un spécimen du British Museum ; fig. 9) ; 2° l'orifice du canal de la notochorde (*cn*). Ce canal, renflé à sa partie postérieure, s'effilait assez brusquement vers l'avant pour se terminer environ au niveau de l'orifice du glosso-pharyngien (*IX*). La forme de ce canal rappelle donc celle du canal notochordal de *Pteronisculus* (Nielsen 1942 ; fig. 15, p. 71) pourtant plus allongé, de *Kentuckia* (Rayner 1951 ; fig. 9), du Paléoniscide A du Kansas de Watson (Rayner 1951 ; fig. 10).

La face inférieure était parcourue médianement par un sillon aortique (*aort*) qui se divisait vers l'avant en deux sillons qui logeaient les racines de l'aorte (*r. aort*). Il est difficile de préciser si l'on a affaire, à l'arrière de l'endocrâne, à un sillon ou à un canal aortique comme chez *Perleïdus stoschiensis* (Stensiö 1932 ; fig. 59 C, *aort*), l'observation étant gênée par le canal notochordal situé au-dessus. S'il y avait un canal aortique fermé, il était en tout cas très court ; j'ai admis dans la reconstitution qu'il y avait un sillon aortique ; les bords externes de ce sillon, là où ils sont visibles, se recourbaient sous l'aorte, et le sillon aortique, s'il n'était pas entièrement fermé, devait donc être un canal ouvert médianement. La pré-

sence d'un canal aortique a été souvent considérée comme un caractère archaïque ; il y a un sillon aortique chez *Watsonulus*, *Parasemionotus* (Lehman 1952), *Pachycormus* (Lehman 1949), *Amia* (Allis 1897), *Lepidotus* (Rayner 1948), mais quelques Poissons jurassiques présentent encore un canal aortique (*Pholidophorus*, *Dapedius*, *Leptolepis* ; Rayner 1948) comme les *Palæoniscidæ*. Le fait que chez *Parasemionotus* et *Watsonulus* l'aorte passait dans un sillon sous l'arrière de l'endocrâne (Lehman 1952), mais que, dans un genre voisin de l'Éotrias du Groenland (*Broughia*), elle était incluse dans un canal aortique, montre qu'il n'y a pas lieu d'attacher trop d'importance à ce caractère, qui est en rapport avec l'ossification plus ou moins forte de l'endocrâne.

Les sillons des racines de l'aorte étaient aussi en partie recouverts ventralement par leurs bords latéraux externes qui se recourbaient sous le sillon à l'arrière des fontanelles vestibulaires et par leurs bords internes en arrière du niveau des orifices du vague (X).

En arrière du confluent des racines de l'aorte, les sillons aortiques émettaient latéralement des canaux ; à gauche, le canal en question (*ap*) restait simple, tandis qu'à droite il se divisait tout près de son origine, c'est-à-dire du sillon aortique, en deux canaux (*ap*₁, *ap*₂). Remarquons que, chez *Perleidus stoschiensis*, à ces canaux correspondent des sillons. Stensiö (1932) admettait que ces sillons logeaient les artères efférentes branchiales les plus postérieures. Nielsen (1942, p. 34 ; 1949, p. 31) n'a pas admis cette interprétation chez *Pteronisculus* ; selon lui, les canaux qui, d'après divers auteurs, ont été considérés comme contenant des artères efférentes postérieures ont dû, en fait, être parcourus par des vaisseaux de moindre importance, parce que, chez *Pteronisculus*, ces canaux n'ont pas la direction d'une artère efférente et sont trop étroits pour avoir pu contenir une artère efférente. Dans le cas présent, la direction des canaux *ap*, *ap*₁, *ap*₂, est en accord avec celle des artères efférentes (cf. Hafferl 1933). Mais ils sont toutefois certainement trop petits pour avoir contenu de tels vaisseaux.

La fente occipitale latérale (*f. occ. lat*) limite la région occipitale vers l'avant. Dans cette fente, à l'arrière de la dépression jugulaire, sortait le vague (X). Dans les exemplaires du British Museum précédemment étudiés (Lehman 1952), deux orifices sont visibles : un pour le vague (X), un pour la veine encéphalique postérieure (*v. en. p*) (fig. 9). Dans notre nouveau spécimen, ces deux orifices ne sont pas distincts, et l'orifice unique correspondant est moins long que dans l'exemplaire du British Museum représenté sur la figure 9.

La face dorsale de la *région otique* (Pl. I) montre l'impression de la fosse de Bridge (*f. Br*) ; celle-ci débute à l'arrière du procès postorbitaire (*pr. po*) et atteignait presque postérieurement la fente occipitale latérale ; assez étroite à l'avant, elle est, au contraire, plus large à l'arrière, dans son tiers postérieur. Dans la fosse de Bridge s'observe l'orifice supérieur du canal spiraculaire (*spic*₁) ; le long du bord arrière de la fosse de Bridge, des canaux de direction latérale et postérieure (*cl*₁, *cl*₂)

devaient contenir des rameaux de la branche supratemporale du glosso-pharyngien aboutissant à des neuromastes (cf. Allis 1897, p. 683).

Le fossile ne permet pas de voir s'il y avait ou non une fontanelle dorsale comme chez *Perleidus stoschiensis*. Sur la face latérale de la région otique, notons la présence de la fontanelle vestibulaire (*v. font*) ; rappelons que *Perleidus stoschiensis* est dépourvu de fontanelle vestibulaire, fait qui montre que l'existence de la fontanelle vestibulaire, considérée souvent comme un caractère archaïque, n'a, au point de vue évolutif, qu'une faible importance. Chez *Perleidus madagascariensis*, la fontanelle vestibulaire peut être plus ou moins étendue (en rapport avec une ossification de l'endocrâne plus ou moins développée : comparez les figures 4, 5, 8 et 9).

Au-dessus de la fontanelle vestibulaire s'étendait la dépression jugulaire (*j Ω d*). Cette dépression se terminait antérieurement par l'orifice de la veine jugulaire ; au-dessus de celle-ci, un autre petit orifice devait livrer passage à la veine hyomandibulaire (*v. hy*) ; cet orifice se poursuit, en effet, par un canal dont la partie dirigée latéralement est parallèle au canal du tronc hyoïdéomandibulaire du facial (*c. tr Ω h*). Ce canal de la veine hyomandibulaire (*v. hy*) est bien visible sur la face droite du fossile (négatif ; Pl. II, fig. A, B ; fig. 4, 5), mais est brisé sur la face gauche. La veine hyomandibulaire a une direction en général parallèle à celle du tronc hyoïdéomandibulaire du facial (De Beer 1924, fig. 21, *Vahm* ; Holmgren 1943, fig. 64). La veine hyomandibulaire pénétrait dans l'endocrâne par un orifice situé un peu en arrière, mais juste à côté de l'orifice du tronc hyoïdéomandibulaire du facial (*VII*), puis elle passait dans un canal qui, se recourbant vers l'arrière et vers le bas, s'ouvrait postérieurement au-dessus de l'orifice de la veine jugulaire. Le canal du tronc hyoïdéomandibulaire du facial se dirigeait tout d'abord vers le bas, parallèlement à celui de la veine jugulaire, puis se courbait vers l'avant pour venir enfin s'ouvrir dans la chambre faciale. Entre les orifices supérieur et inférieur de la veine hyomandibulaire s'ouvrait, de plus, un autre orifice correspondant à un canal (*a. hy. op*) issu du canal jugulaire et de direction postéro-latérale. Il est probable que ce canal (*a. hy. op*) devait contenir l'artère hyooperculaire : Allis (1911, p. 284) a, en effet, montré que, chez *Polyodon spathula*, l'artère hyooperculaire émise par la carotide externe dans le canal jugulaire (« facialis canal ») sortait de l'orifice postérieur de ce canal avec la jugulaire et le tronc hyoïdien du facial. La disposition serait la même chez *Perleidus*, où elle aurait seulement un orifice indépendant. Chez *Amia* et chez *Polypterus*, par contre, l'artère hyooperculaire (artère efférente hyoïdienne) se raccordait plus en arrière avec le système artériel (*Amia* : Allis 1897, p. 497, fig. 62 *hop* ; fig. 28 ; Allis 1900 ; *Polypterus* : Allis 1908 ; Allis 1922).

Sous la dépression jugulaire et au-dessus de la fontanelle vestibulaire s'ouvrait l'orifice du glosso-pharyngien (*IX*, fig. 4, 5) ; cet orifice était donc plus bas que chez *Perleidus stoschiensis* et avait même position que chez *Boreosomus*, *Watsonulus* et *Parasemionotus* ; un sillon que l'on peut suivre malgré des interruptions

sur les deux faces latérales de la région optique ($IX d_1$, $IX d'_1$) devait loger la branche supra-temporale du glosso-pharyngien; ce sillon perceait la paroi de l'endo-

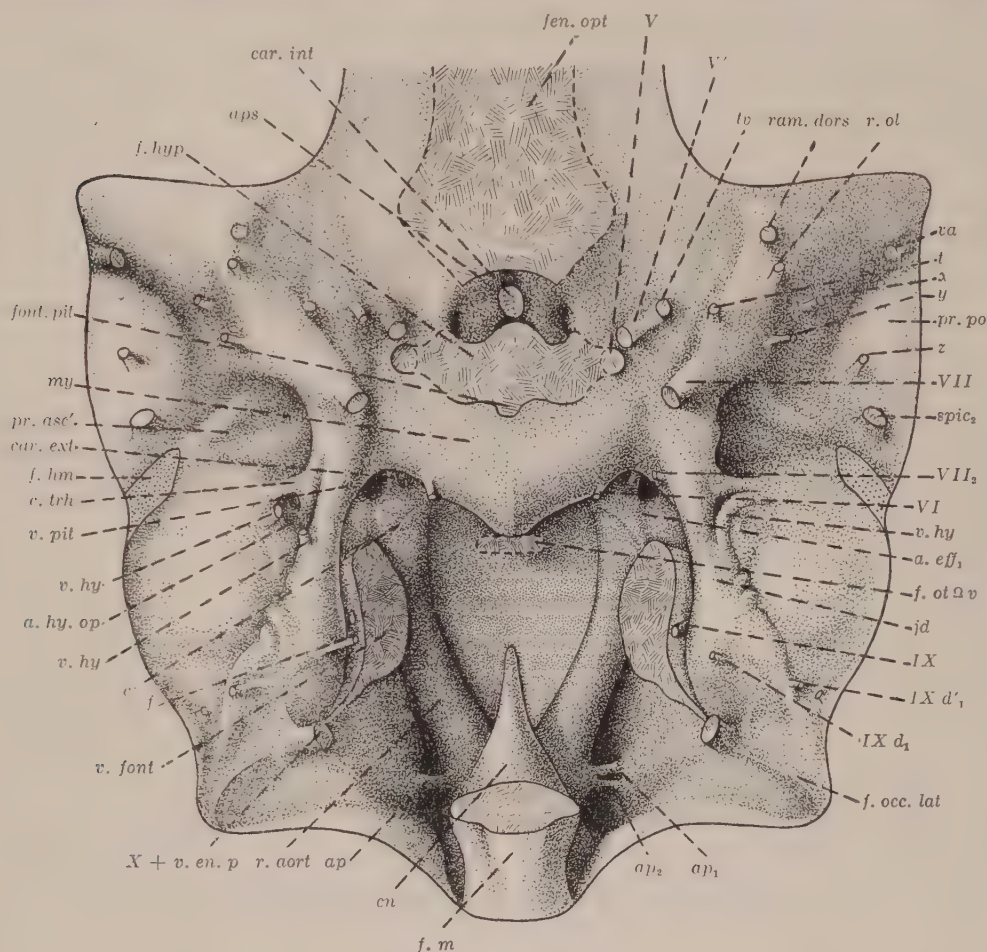


Fig. 4. — *Perleidus madagascariensis*: vue interne du fossile semi-schématisée (fossile négatif, $\times 7$). La moitié gauche du fossile a été dessinée en grande partie symétriquement par rapport à la partie droite. Remarquez que, sur la moitié gauche du fossile, le canal de la veine hyomandibulaire est en partie détruit, montrant ainsi le canal de l'artère hyooperculaire.

a. hy. op, canal de l'artère hyooperculaire; *ap*, canal vasculaire issu de l'origine d'une des racines de l'aorte; *a p₁*, *a p₂*, canaux vasculaires correspondant au canal *ap*, mais dédoublés par rapport à celui-ci; *aps*, sillon de l'artère pseudo-branchiale efférente; *c*, creux marquant la limite de l'artère efférente branchiale I; *car. ext*, sillon de l'artère carotide externe (artère orbitaire); *car. int*, canal des carotides internes (anastomose de ces vaisseaux dans le plan médian du crâne); *cn*, canal notochordal; *c. trh*, canal du tronc hyoïdémantibulaire du facial; *f*, orifice de la racine dorsale du glossopharyngien; *fen. opt*, fenêtré optique; *f. hm*, fossette d'insertion de l'hyomandibulaire; *f. hyp*, fosse hypophysaire; *f. m*, foramen magnum; *f. occ. lat*, fente occipitale latérale; *font. pit*, fontanelle pituitaire; *f. ot Ω v*, fente oticale ventrale; *jd*, dépression jugulaire; *my*, myodome; *pr. asc'*, impression sur l'endocrâne du processus ascendant du parasphénoïde; *pr. po*, procès postorbitaire; *ram. dors*, canal d'un rameau de l'ophtalmicus lateralis à destination du canal supraorbitaire (?); *r. aort*, sillon d'une racine de l'aorte; *r. ol*, canal du ramus oticus facialis; *spic₂*, orifice inférieur du canal spiraculaire; *z*, orifice nerveux ou vasculaire (voir texte p. 16); *tv*, orifice nerveux (voir texte p. 16); *va*, orifice vasculaire (voir texte p. 16); *v. en. p*, orifice de la veine encéphalique postérieure; *v. font*, fontanelle vestibulaire; *v. hy*, canal ou orifices de la veine hyomandibulaire; *v. pit*, canal de la veine pituitaire; *x*, *y*, *z*, orifices à rôle indéterminé; *V*, orifice des branches maxillaire et mandibulaire du trijumeau; *V'*, orifice de la branche ophtalmique du trijumeau; *VI*, moteur oculaire externe; *VII*, canal du facial; *VII₂*, orifice d'une racine du facial; *IX*, orifice du glosso-pharyngien; *IX d₁*, *IX d'₁*, sillon de la racine dorsale du glossopharyngien; *X*, orifice du vague.

crâne près de sa face dorsale en donnant un canal qui devait déboucher dans la fosse de Bridge (cf. Stensiö 1932, fig. 59 B, *IX d*₂).

De chaque côté de l'endocrâne, chaque sillon montre à sa base un foramen (*f*) ; par ce foramen devait sortir la racine dorsale du glosso-pharyngien, comme dans les larves d'*Amia* ; chez l'*Amia* adulte, au contraire, cette racine sortait par l'orifice principal du glosso-pharyngien (*IX*, cf. Allis 1897, p. 683).

La fossette d'insertion de l'hyomandibulaire (*f. hm*) est encore assez inclinée ; on sait que, chez les Holostéens, cette fossette est moins oblique, en rapport avec le redressement du suspensorium. Son extrémité antéro-inférieure est située juste en arrière du sommet du processus ascendant du parasphénoïde, dont l'impression est visible sur l'endocrâne (fig. 4 ; *pr. asc'*).

Le procès postorbitaire (*pr. po*) était moins développé que chez *Perleidus stoschiensis* ; on observe sur sa face latérale l'orifice inférieur du canal spiraculaire. Sous la face inférieure de la région otique, les sillons des racines de l'aorte (*r. aort*) se poursuivent vers l'avant et latéralement, en devenant de moins en moins profonds. Au niveau du bord antérieur de la fontanelle vestibulaire, chaque sillon est interrompu par une côte à peine marquée (*c*) ; en ayant de ces côtes, les sillons devaient émettre latéralement les artères branchiales efférentes I.

Juste à l'arrière du myodome, la face inférieure de la région otique était perforée par une petite fente oticale ventrale (*f. ot Ω v*) peu développée et qui n'était pas en communication à l'extérieur avec la fontanelle vestibulaire comme chez *Pteronisculus stensioi* (Nielsen 1942, fig. 6). Une fente oticale ventrale (« cranial fissure ») tout à fait comparable a été décrite par Mlle Rayner (1951) dans le Paléoniscide B du Carbonifère supérieur du Kansas de Watson.

La préparation a montré que la fente oticale ventrale était petite ; sur la planche II (fig. A et B), on voit non la fente elle-même, mais de la gangue. La fente oticale ventrale n'est pas connue chez *Perleidus stoschiensis*.

Région orbito-temporale. — La fenêtre optique (*fen. opt*) était bien développée. L'orifice du nerf optique dans cette fente n'a pu être observé.

Le basisphénoïde chez *Perleidus stoschiensis* (fig. 6 dans le texte, d'après Stensiö 1932, fig. 64 A, p. 266) comprenait une partie médiane et deux parties latérales. Le myodome s'ouvrait dans l'orbite médialement par deux ouvertures (*medial apertures*) qui traversaient le basisphénoïde et sont aussi présentes dans le Paléoniscide A du Carbonifère du Kansas de Watson (1925, p. 838 et fig. 16) ; de plus, le myodome s'ouvrait latéralement dans l'orbite par deux ouvertures plus grandes situées de part et d'autre du basisphénoïde. Les deux ouvertures médiales du myodome sont aussi présentes chez *Perleidus madagascariensis* ; elles apparaissent sur le fossile comme des renflements antéro-postérieurs situés sous la partie postéro-interne de la paroi orbitaire, puisqu'il s'agit d'un fossile négatif.

La partie médiane du basisphénoïde était parcourue par des vaisseaux ; sur sa face inférieure deux sillons devaient contenir les carotides internes (*car. int*) qui remontaient dans le basisphénoïde en s'anastomosant ; au-dessous de l'anastomose et en avant de celle-ci, les carotides internes devaient être prolongées par les artères efférentes pseudo-branchiales (*aps*) (cf. Nielsen 1942, fig. 14 ; Lehman

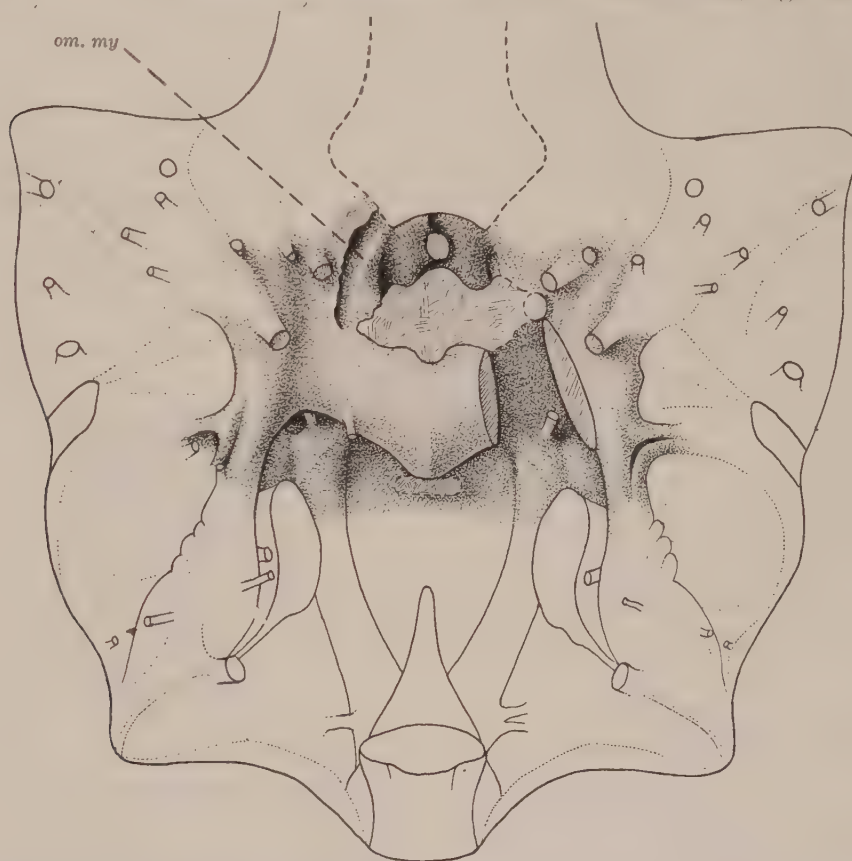


Fig. 5. — *Même fossile* : stade ultérieur de la préparation montrant du côté gauche l'ouverture médiale (*om. my*) du myodome à travers le basisphénoïde. Du côté droit on a supposé le myodome coupé de façon à montrer la position de la carotide interne. Mêmes légendes que la figure précédente. (Négatif $\times 7$.)

1952, fig. 105, etc.) ; mais il est aussi possible que ces artères aient été confondues avec les carotides internes sur une assez grande longueur en arrière de la fenêtre orbitaire comme chez *Polyodon* (Danforth 1912, p. 442, fig. 15).

En arrière du basisphénoïde, la fosse hypophysaire (*f. hyp*) est remplie de gangue ; sur le vivant elle devait être séparée par du cartilage ou des membranes des deux fontanelles trigéminales plus latérales. Elle était située en partie au-dessus de l'avant du myodome et en partie aussi nettement en avant de lui.

Le **myodome** (*my*) (fig. 4 et 5) était entièrement intracranien. Sa paroi postérieure était fortement concave vers l'avant, sa paroi antérieure fortement

convexe comme chez *Perleidus stoschiensis*. Il s'ouvrait dans l'orbite par quatre ouvertures (voir plus haut), deux médiales qui traversaient le basisphénoïde et deux latérales qui contenaient les chambres faciales. Sur sa paroi dorsale, un orifice

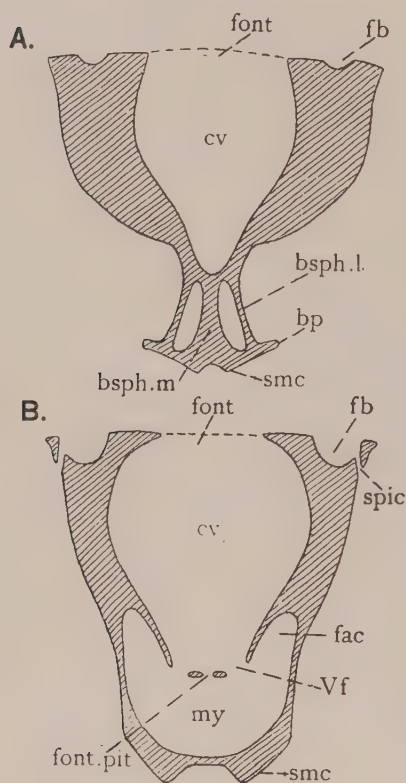


Fig. 6. — *Perleidus stoschiensis* St. Deux coupes transversales schématiques à travers l'endocrâne : A., juste à l'arrière de l'orifice de sortie du nerf optique ; B., juste en arrière de la pars basisphénoïde. ($\times 5$.) (D'après Stensiö, 1932, fig. 64.)

bp, procès basiptérygoïdien ; bsph. l, bsph. m, barres latérales paires et barre médiane impaire de la pars basisphénoïde ; cv, cavum cérébrale ; fac, chambre faciale ; fb, fosse de Bridge ; font, fontanelle dorsale ; font. pit, fontanelle pituitaire ; my, myodome ; smc, crête sous-myodomique ; spic, canal spiraculaire ; Vf, fontanelle du trijumeau.

dorsal (font. pit) représente la fontanelle pituitaire (fig. 7 A du présent travail, d'après Stensiö 1932, fig. 65). Cette paroi était plane médialement, mais se relevait de chaque côté. L'avant du myodome était situé sous la fosse hypophysaire, et le myodome devait donc, en partie, être préspinal (cf. Allis 1919 ; Stensiö 1925, p. 57), comme l'a admis Stensiö chez *Perleidus stoschiensis*. Cependant, comme

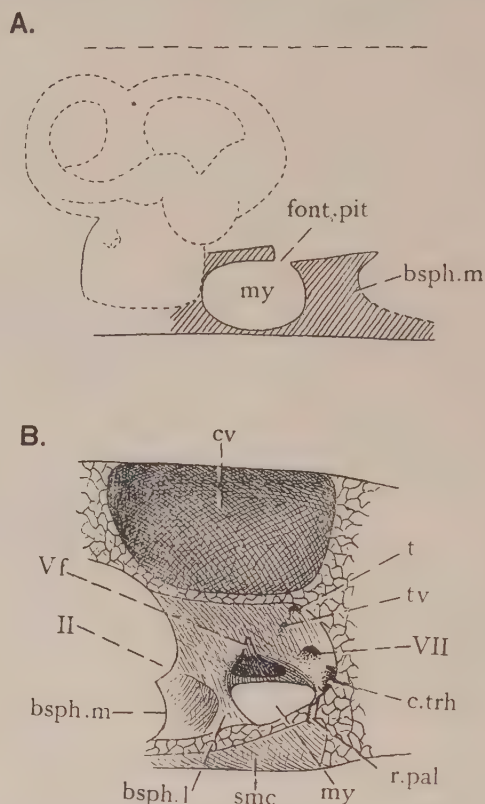


Fig. 7. — *Perleidus stoschiensis* St. A., section sagittale médiane à travers le myodome, montrant ses rapports avec la cavité labyrinthique ; B., ouverture antérieure du myodome dans l'orbite, pars basisphénoïde, fontanelle du trijumeau, canal du facial, etc..., en vue antéro-latérale (la paroi latérale du myodome et de la chambre faciale étant supprimée). ($\times 5$ environ.) (D'après Stensiö, 1932.)

bsph. l, bsph. m, barres latérales paires et barre médiane impaire de la pars basisphénoïde ; c. trh, orifice antérieur du canal jugulo-hyoïdéomandibulaire ; cv, cavum cérébrale ; font. pit, fontanelle pituitaire hypothétique ; my, myodome ; r. pal, canal vasculaire (?) ; tv, canal qui contenait peut-être des fibres latérales du trijumeau ; II, sortie du nerf optique ; Vf, fontanelle du trijumeau ; VII, orifice du nerf facial dans la chambre faciale.

d'après la forme de la gangue qui remplit la fosse hypophysaire celle-ci ne devait recouvrir qu'une partie restreinte du myodome, la partie préspinale de celui-ci devait être peu étendue. La paroi dorsale du myodome était partagée médialement par une crête peu marquée montrant l'origine paire du myodome. Rappelons que le myodome est encore pair chez *Birgeria* (Stensiö 1921) et chez *Kentuckia* (Rayner 1951) ; cette crête dorsale existe aussi chez *Parasemionotus* (Lehman 1952, fig. 112). La paroi postérieure du myodome devait être mal ossifiée, juste en avant de la fente oticale ventrale ; le moteur oculaire externe (VI) pénétrait dans le myodome à la limite de la face supérieure et de la face postérieure du myodome (cf. Allis 1897, p. 518 ; Holmgren et Stensiö 1936, p. 451 ; Nielsen 1942, fig. 10, 1949, fig. 12 ; Rayner 1951, fig. 8 et 10 ; Lehman 1952, fig. 114, etc.). Tout à fait latéralement de part et d'autre du myodome, on observe les sillons des veines pituitaires (*v. pit*, fig. 4, Pl. II, fig. A, B) ; ceux-ci se prolongeaient par des canaux qui aboutissaient au canal jugulaire (cf. Goodrich, fig. 288, 246).

La paroi ventrale du myodome apparaît sur le fossile négatif comme en partie collée par de la gangue au plan de base de l'endocrâne ; étant donné l'aspect irrégulier de cette gangue, il est probable cependant que la fenêtre ventrale du myodome (*f. my*, fig. 8) devait être au moins en partie obturée par du cartilage. Cette fenêtre est connue chez *Pteronisculus* (Nielsen 1942, fig. 6), *Kentuckia* (Rayner 1951), *Amia* (Allis 1919). Stensiö n'a pas observé chez *Perleidus stoschiensis* une fenêtre myodomique ventrale. A partir du niveau des orifices des carotides externes, la paroi inférieure de l'endocrâne montre deux crêtes sous-myodomiques (*smc*) qui se rapprochent l'une de l'autre comme chez *Perleidus stoschiensis* (fig. 6, d'après Stensiö 1932, fig. 64).

Circulation artérielle. — Les racines de l'aorte, après avoir émis les artères branchiales efférentes I, devenaient les carotides communes ; de celles-ci partaient par deux orifices situés à la face inférieure de l'endocrâne sous le myodome les deux carotides externes (*car. ext*) qui remontaient dans l'angle postéro-latéral du myodome. On ne voit pas sous le myodome de sillon ou de canal qui aurait logé les carotides internes, mais, comme celles-ci traversaient le basisphénoïde, on est forcé d'admettre qu'elles devaient pénétrer dans l'endocrâne dans le creux postérieur au processus ascendant du parasphénoïde, donc à peu près en même position que chez *Amia*, bien qu'aucune trace de leur passage ne soit visible le long du procès ascendant du parasphénoïde. Stensiö (1932, p. 195) pensait que, chez *Perleidus stoschiensis*, les carotides internes devaient passer probablement sous le parasphénoïde ; il ne me semble pas que cette éventualité soit compatible avec la forme et les dimensions maintenant bien connues du parasphénoïde, car, dans l'hypothèse de Stensiö, les carotides internes auraient dû pénétrer dans l'endocrâne à l'avant du basisphénoïde. Mais, en tout cas, les carotides internes étaient sûrement en partie extracraniennes. Les carotides internes

sont intracrâniennes chez *Pteronisculus* (Nielsen 1942) et *Parasemionotus* (Lehman 1952), mais en partie extracrâniennes chez *Perleidus*, *Acipenser* (Demme 1860), *Polyodon* (Danforth 1912), *Saurichthys* (Stensiö 1925) ; par contre, les carotides externes sont intracrâniennes chez *Perleidus*, *Parasemionotus* (Lehman 1952), mais en partie extracrâniennes chez *Pteronisculus* (Nielsen 1942), *Australosomus* (Nielsen 1949), etc. Ces différences sont, pour l'instant, difficiles à interpréter.

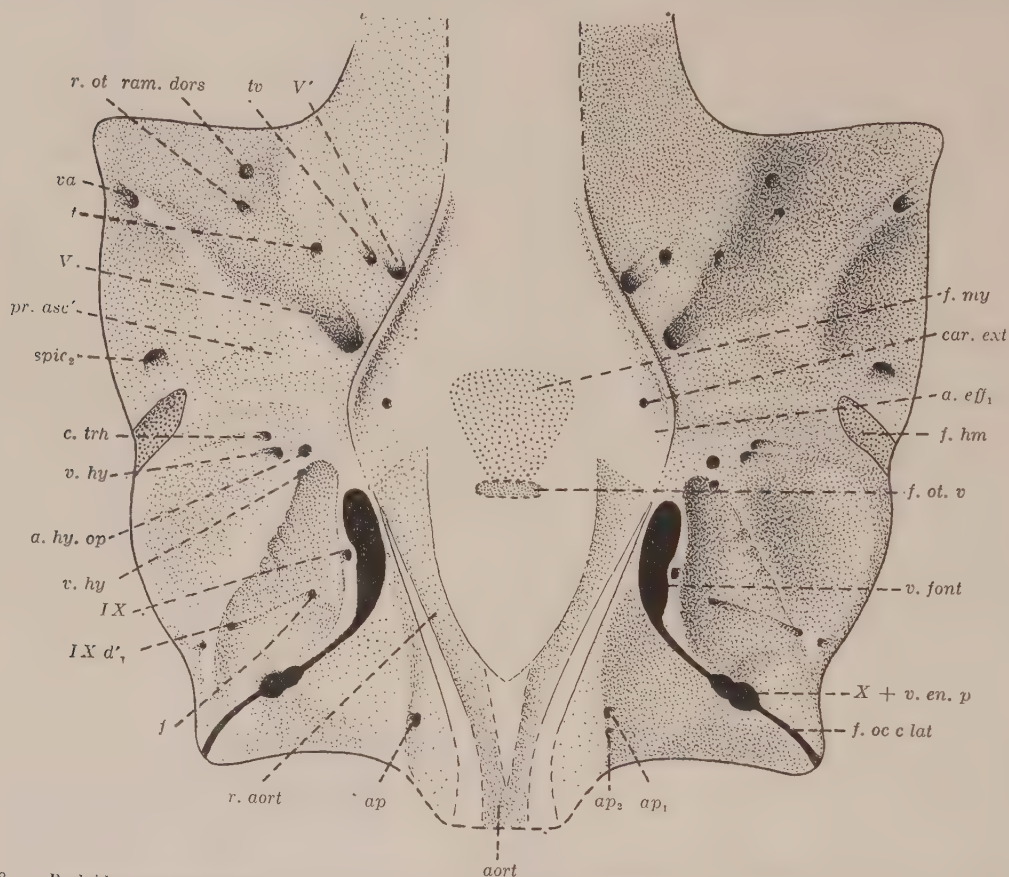


Fig. 8. — *Perleidus madagascariensis* : endocrâne ; vue ventrale : reconstitution. ($\times 7$.) Mêmes légendes que la figure 4. De plus : *a. eff*₁, sillon de l'artère branchiale efférente I ; *aort*, sillon aortique ; *f. my*, fenêtre ventrale du myodome. Cependant les légendes désignent ici toujours des orifices au lieu de canaux ou de sillons.

L'existence, chez *Perleidus*, d'une anastomose entre les canaux des carotides internes est intéressante, car, chez *Amia*, *Lepidosteus* (Holmgren 1943, p. 26), ces vaisseaux sont indépendants, de même, d'ailleurs, que chez *Pteronisculus* (Nielsen 1942) ; par contre, les canaux des carotides internes aboutissent à un canal commun dans le basisphénoïde chez *Parasemionotus* (Lehman 1952) et chez certains Téléostéens (*Salmo*, *Gadus*, *Esox*, Allis 1912 ; Holmgren 1943), il y a aussi anastomose des carotides internes ; chez *Acipenser*, une telle anastomose n'existe que chez l'embryon (Holmgren 1943).

Chambre faciale. — Une racine du facial (*VII*) sortait de l'endocrâne dans l'ouverture latérale du myodome au niveau de la fosse hypophysaire; une autre racine de ce nerf, mais beaucoup moins grosse, devait sortir de l'endocrâne sous le canal jugulaire (*VII*₂); toutefois le rôle de cet orifice n'est qu'hypothétique. Un orifice existe en même position chez *Parasemionotus* (Lehman 1952). Le tronc hyoïdéomandibulaire du facial (*c. trh*) se dirigeait tout d'abord postérieurement dans le canal jugulaire, puis abandonnait ce canal en sortant par un orifice situé plus haut et plus en avant que l'orifice de la jugulaire. Par suite, le ganglion géniculé d'où partait le tronc hyoïdéomandibulaire du facial devait donc se trouver dans la chambre faciale. A la chambre faciale fait suite, vers l'avant et vers

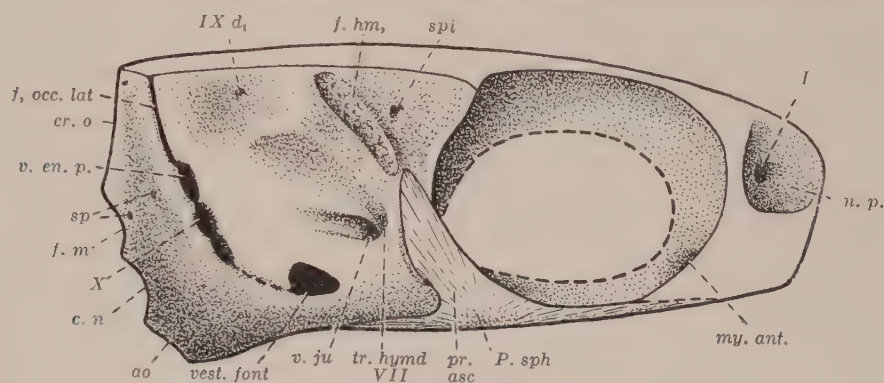


Fig. 9. — *Perleidus* sp.: endocrâne; vue latérale: reconstitution. ($\times 6$ environ.) (D'après Lehman, 1952.)
(D'après des exemplaires du British Museum.)

P. sph, parasphénoïde; *ao*, creux de l'aorte; *cn*, creux pour la notochorde; *cr. o*, crête occipitale; *f. hm*, fossette d'insertion de l'hyomandibulaire; *f. m*, foramen magnum; *f. occ. lat*, fente occipitale latérale; *my. ant.*, myodome antérieur; *n. p.*, fosse nasale; *pr. asc*, processus ascendant; *sp*, nerf spino-occipital; *spi*, canal spiraculaire; *tr. hynd VII*, orifice du rameau hyoïdéomandibulaire du facial; *v. en. p.*, veine encéphalique postérieure; *vest. font*, fontanelle vestibulaire; *v. ju*, veine jugulaire; *I, IX, X*, orifices des nerfs craniens correspondants.

le haut de l'orbite, un sillon sur lequel s'observent des orifices: l'un de ces orifices correspond à un canal qui remontait vers le haut et devait, par suite, se rendre à la fosse de Bridge; ce canal devait contenir le *ramus oticus facialis* (*r. ot*). Le sillon qui fait suite à la chambre faciale devait contenir, d'après sa direction vers le haut de l'orbite, au moins l'*ophtalmicus facialis*. Un orifice marqué *ram. dors*, de direction verticale, contenait peut-être une branche de l'*ophtalmicus lateralis* à destination du canal supra-orbitaire (cf. Nielsen 1942, p. 88); cette dernière interprétation est assez hypothétique.

L'interprétation des orifices correspondant au nerf trijumeau est également assez délicate. Elle ne correspond qu'en partie à la description de Stensiö chez *Perleidus stoschiensis*. Dans cette espèce, les nerfs trijumeaux sortent de l'endocrâne par deux fontanelles trigéminales assez grandes à l'avant du myodome et situées de part et d'autre de la fosse hypophysaire. Nous avons ici continuité de la gangue qui occupait la fosse hypophysaire et les deux fontanelles trigémi-

nales : celles-ci devaient donc être séparées de la fosse hypophysaire par du cartilage. Mais, au contraire de chez *Perleidus stoschiensis*, nous observons plus latéralement, et un peu en avant de la fontanelle, un autre orifice : celui-ci livrait passage à un long canal de direction antéro-latérale, qui devait vraisemblablement retransmettre une des branches du trijumeau (V'). D'autre part, nous constatons aussi que la partie latérale de la fontanelle trigéminal chez *Perleidus madagascariensis* après préparation se prolonge à sa partie inférieure par un canal (V) dirigé vers le bas. Il semble donc qu'une autre branche du trijumeau devait sortir par ce canal V . La fontanelle trigéminal chez *Perleidus stoschiensis* devait être plus étendue que chez *Perleidus madagascariensis* et englober les deux orifices des canaux V et V' . L'interprétation la plus simple que l'on puisse admettre au sujet de ces deux orifices me paraît la suivante : le ganglion de Gasser devait être en partie contenu dans la fontanelle trigéminal ; le canal V' dirigé vers l'avant et vers le haut de l'orbite devait contenir la branche ophtalmique du trijumeau ; le canal V dirigé vers le bas, les branches maxillaire et mandibulaire de ce nerf. Deux autres orifices sont compris entre ceux du trijumeau, d'une part, et du facial, d'autre part, et ont déjà été remarqués par Stensiö chez *Perleidus stoschiensis* (fig. 7, d'après Stensiö 1932, fig. 65 B) : l'un petit tv était l'aboutissement d'un canal antéro-latéral ; Stensiö pense qu'il était probable que ce canal contenait une racine latérale du complexe ganglionnaire du trijumeau ; mais, comme chez *Amia* peu après sa sortie de l'endocrâne, le rameau ophtalmique du trijumeau comprend deux rameaux parallèles (cf. Allis 1897, p. 599), il me semble peut-être plus logique d'admettre que le canal tv , au moins chez *Perleidus madagascariensis*, devait contenir un de ces nerfs. On retrouve ainsi sur le fossile le canal t , décrit par Stensiö 1932, qui s'ouvrait un peu en arrière du précédent, et plus haut que lui et que la racine du facial (VII). Ce canal se dirigeait vers le haut. Il était probablement homologue au canal t de *Saurichthys* que Stensiö (1925, p. 47 et 48) a cherché à interpréter ; selon Stensiö, ou ce canal aboutissait au canal supraorbitaire et aurait transmis un rameau nerveux vers ce canal ; ou ce canal ne sortait pas de l'endocrâne, et il est alors plus difficile à interpréter.

Nous terminerons cette description de la région orbito-temporale en remarquant que différents orifices (x , y , z), probablement vasculaires, n'ont pu être interprétés et qu'en particulier un gros orifice vasculaire (va) était présent dans l'orbite sous le bord antérieur du procès post-orbitaire en même position que l'orifice vasculaire t décrit par Nielsen (1942, fig. 10) chez *Pteronisculus stensioi*.

Squelette viscéral. — Un carré fortement ossifié, mais trop mal conservé pour être dessiné, avait, comme celui d'*Amia calva*, un bord postérieur fortement renflé.

CONCLUSION

La présente description montre que le plan structural des endocrânes de *Perleidus madagascariensis* et de *Perleidus stoschiensis* est le même. Ces deux endocrânes ne diffèrent que par des caractères peu importants, tels que le plus ou moins grand développement du procès post-orbitaire, l'absence ou la présence d'une fontanelle vestibulaire, l'existence de deux orifices de sortie des branches du trijumeau chez *Perleidus madagascariensis* correspondant à une seule fontanelle trigéminalle chez *Perleidus stoschiensis*.

La circulation a pu, dans l'endocrâne de *Perleidus madagascariensis*, être étudiée avec quelques détails ; le fait qu'il y ait anastomose des carotides internes en avant de l'hypophyse chez *Parasemionotus* et *Perleidus* comme chez certains Téléostéens, mais au contraire de chez *Amia* et *Lepidosteus*, montre que les modifications du tracé de la circulation artérielle au voisinage de la fosse hypophysaire n'ont vraisemblablement que peu d'importance au point de vue de l'Anatomie comparée. Les différences de trajet des carotides internes et externes par rapport à l'endocrâne prouvent aussi qu'il peut être dangereux d'établir des homologies en se fondant sur ces vaisseaux.

Les Palæonisciformes et les Holostéens sont donc moins éloignés à ce point de vue des Téléostéens que l'étude des carotides internes chez les Ganoïdes actuels ne semblait le prouver.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (W. F.). 1905. — The blood vascular system of the Loricati, the mailcheeked Fishes (*Proc. of the Washington Academy of Sciences*, vol. 7).
- ALLIS (E. P.). 1897. — The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva* (*Journ. of Morphol.*, vol. 12, n° 3).
- 1901. — The pseudobranchial circulation in *Amia calva* (*Zool. Jahrb. Abteil. für Anat.*).
- 1908. — The pseudobranchial and carotid arteries in *Polypterus* (*Anatom. Anzeiger*, vol. 33).
- 1911. — The pseudobranchial and carotid arteries in *Polyodon spathula* (*Anatom. Anzeiger*, vol. 39).
- 1912. — The pseudobranchial and carotid arteries in *Esox*, *Salmo* and *Gadus* (*Anatom. Anzeiger*, vol. 41).
- 1919. — The myodome and trigeminofacialis chamber of Fishes (*Journ. of Morphology*, vol. 32).
- 1922. — The cranial anatomy of *Polypterus* with special reference to *Polypterus bichir* (*Journ. of Anat.*, vol. 16, parties 3 et 4).
- DE BEER (G.). 1924. — Studies on the Vertebrate Head (*Quater. Journ. Micros. Sci.*, vol. 68).
- DANFORTH (C. H.). 1912. — The heart and arteries in *Polyodon* (*Journ. Morphol.*, vol. 23).
- DEMME (R.). 1860. — Das arterielle Gefässsystem von *Acipenser ruthenus*.
- GOODRICH (E. S.). 1909. — Structure and development of Vertebrates, Londres.
- HAFFERL (A.). 1933. — Das Arteriensystem. Dans BOLK (L.), GÖPPERT (E.), KALLIUS (E.), LUBOSCH (W.) : Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, vol. 6.
- HOLMGREN (N.). 1943. — Studies on the Head of the Fishes : part. IV (*Acta Zoologica*, Stockholm, vol. 24).
- HOLMGREN (N.) et STENSIÖ (E. A.). 1936. — Kranium und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische. Dans BOLK (L.), GÖPPERT (E.), KALLIUS (E.), LUBOSCH (W.) : Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, vol. 4.
- LEHMAN (J. P.). 1949. — Description d'un *Pachycormus* du Lias de Normandie (*Kung. Vetenskapsakademiens Handlingar*, série 4, vol. 1).
- 1952. — Étude complémentaire des Poissons de l'Éotrias de Madagascar (*Kung. Vetenskapsakademiens Handlingar*, série 4, vol. 2, n° 6).
- NIELSEN (E.). 1942. — Studies on Triassic Fishes from East Greenland : I. *Glaucolepis* and *Boreosomus* (*Paleozoologica groenlandica*, I, Copenhagen).
- 1949. — Studies on Triassic Fishes from East Greenland : II. *Australosomus* and *Birgeria* (*Paleozoologica groenlandica*, III, Copenhagen).
- PIVETEAU (J.). 1934. — Paléontologie de Madagascar, vol. XXI : Les Poissons du Trias inférieur. Contribution à l'étude des Actinoptérygiens (*Ann. Paléont.*, t. 23).
- 1952. — Images des Mondes disparus, Paris, Masson.
- RAYNER (D. H.). 1948. — The structure of certain jurassic Holostean Fishes with special reference to their neurocrania (*Philos. trans. of the Royal Soc. of London*, série B, n° 601, vol. 223).
- 1951. — On the cranial structure of an early Palæoniscid, *Kentuckia*, gen. nov. (*Trans. of the Royal Soc. of Edinburgh*, vol. LXII, part. 1, n° 3).
- STENSIÖ (E. A.). 1921. — Triassic Fishes from Spitzbergen, part. I, Vienne.
- 1925. — Triassic Fishes from Spitzbergen, part. II (*Kung. Vetenskapsakademiens Handlingar*, série 3, vol. 2).
- 1932. — Triassic Fishes from East Greenland (*Meddelelser om Grönland*, vol. 83).
- WATSON (D. M. S.). 1925. — The structure of certain Palæoniscids and the relationships of that group with other bony fish (*Proc. Zool. Soc. London*, 3^e partie).

UNE MANDIBULE PATHOLOGIQUE
DE GRAND BOVIDÉ DU LÆSS D'ACHENHEIM
(BAS-RHIN)

PAR

le Dr L. PALES et P. WERNERT

PARIS

MASSON ET C^{le}, ÉDITEURS

120, Boulevard Saint-Germain, 120

UNE MANDIBULE PATHOLOGIQUE DE GRAND BOVIDÉ DU LÆSS D'ACHENHEIM (BAS-RHIN)

PAR

le Dr L. PALES et P. WERNERT

I. — SA DÉCOUVERTE ET SES CARACTÈRES

PAR

M. Paul WERNERT

Attaché de recherches au C. N. R. S.

Les restes osseux de grands Bovidés sont fréquents dans les limons loessiques quaternaires d'Achenheim (Bas-Rhin). Attribuables à *Bison priscus* Boj., le Bison fossile des steppes eurasiatiques, à *Bison schoetensacki* Frdbg., le Bison fossile des forêts, ou à *Bos primigenius* Boj., l'Auroch, il est préférable — à moins qu'on ne se trouve en présence de squelettes plus ou moins complets — de se limiter à la désignation « Grand Bovidé », tant qu'on ne dispose pas de vertèbres thoracales ou de parties frontales, qui, selon M. Boule et H.-G. Stehlin, sont les seuls ossements par lesquels on pourra incontestablement affirmer la présence de l'une ou l'autre de ces espèces.

En mars 1951, une branche horizontale de mandibule droite de grand Bovidé fut trouvée par l'ouvrier Boulay dans le loess ancien supérieur jaune de la *Briqueterie Hurst*, à Achenheim, sur le front de taille ouest de la grande extraction, à proximité de l'extrémité sud du grand séchoir à briques construit cette même année.

La mandibule, de couleur gris jaunâtre, présente quelques cassures récentes dans la portion partiellement conservée du diastème en avant de l'alvéole de la première prémolaire. Une petite entaille d'un léger coup de pioche se voit en bas sur la face interne de la branche mandibulaire, une autre, sur la même face, sous la deuxième prémolaire. Au même endroit, l'os a subi un défoncement longitudinal, apparemment posthume, comblé et solidifié partiellement par des concrétions calcaires.

La branche montante, brisée anciennement, fait défaut. La cassure est recouverte de concrétions. Celles-ci se retrouvaient par plaques irrégulièrement réparties sur toute la surface de l'os mandibulaire. La plupart d'entre elles se sont détachées par la suite par dessiccation. Une petite Succinée, un fragment de grosse coquille (*Helix* ?) et de volumineux grains calcaires y sont encastrés. Quelques fissures sur la face externe de la demi-mandibule sont d'origine posthume.

En délivrant l'os de sa gangue de loess dans laquelle il était engobé, toute une série d'anomalies y apparurent : trois dents seulement se trouvent encore en place ; à l'arrière, la dernière molaire, et, à l'avant, les troisième et deuxième prémolaires. L'alvéole de la première prémolaire se dessine sous les concrétions. La première et la deuxième molaire manquent. A leur place, entre la dernière arrière-molaire, très longue, et la troisième prémolaire, s'étale un orifice béant correspondant à l'emplacement des première et deuxième arrière-molaires.

Cette cavité, encroûtée de concrétions calcaires, sur toutes ses surfaces, a une largeur de 35,5 mm, dépassant au moins de 1 cm celle des alvéoles normales. Au fond du creux on aperçoit une perforation qui correspond à l'emplacement de la racine avant de la première molaire. Toute trace d'alvéole y a disparu. Le bord lingual du creux est resté à peu près horizontal, mais la bordure externe de la cavité présente un évasement très accentué par rapport au bord lingual, la surface osseuse étant fortement résorbée. Les dents manquantes ne se trouvaient plus en place lors de la mort de l'animal.

Les prémolaires présentent sur leur lobe postérieur un plan abrasé incliné vers la face externe ; l'arrière-molaire, qui est à trois lobes, montre sur sa couronne trois plans orientés dans le sens opposé à ceux des prémolaires, et ils sont dirigés vers le creux et la face externe de la mandibule, anomalie évidemment attribuable à la détritition plus active des dents subsistantes causée par l'absence des deux autres molaires.

Ces particularités sont accompagnées d'une hypertrophie accentuée de l'os mandibulaire, ayant l'apparence d'une pachyostose. Elle est très marquée à la base presque plate et au milieu de l'os par une enflure notoire. Sous la deuxième molaire, l'épaisseur de la branche mandibulaire atteint 51,5 mm. La même mensuration prise sur un très grand individu normal de Bovidé (*Bison*) du Quaternaire ancien d'Autriche donne 43 mm (Freudenberg 1914) et, prise sur une mandibule de grand Bovidé de la base du loess récent d'Achenheim, trouvée dans la briqueterie Hurst le 7 février 1950, donne 32,5 mm.

La hauteur elle-même de la branche mandibulaire pathologique semble être due à l'hypertrophie du tissu osseux : elle atteint 94,5 mm derrière la troisième molaire et 53,2 mm devant la première prémolaire. Les mesures respectives prises sur la mandibule du Bovidé du loess récent d'Achenheim donnent 80 mm et 41,5 mm.

La branche mandibulaire de ce Bovidé, trouvée à Achenheim, est évidemment anormale.

TABLEAU DE MENSURATIONS PARTIELLES DE MANDIBULES DROITES
DE GRANDS BOVIDÉS

	Bovidé fossile. Achenheim. Loess récent. 7-2-1950.	<i>Bison priscus</i> fossile. Hundsheim. Quaternaire ancien. Freudenberg. 1914.	Bovidé fossile. Mandibule hypertrophiée. Achenheim. Loess ancien. 3-1951.
Longueur alvéolaire de la série dentaire	177 mm	171 mm	180 mm
M ₃) Longueur	45,6	45,5	53,6
) Largeur à l'avant	19,5	23,0	19,8
) Largeur au milieu	18,2	20,0	18,0
) Largeur à l'arrière	12,4	11,0	9,8
Épaisseur de la branche mandibu- laire sous M ₂	32,5	43,0	51,5
Hauteur de la branche mandibu- laire derrière M ₃	80,0		94,5
Hauteur de la branche mandibu- laire devant Pm ₁	41,5		53,2

II. — LES LÉSIONS PATHOLOGIQUES

PAR

le Dr Léon PALES

Sous-Directeur du Musée de l'Homme.

La description que M. P. Wernert a donnée de cette mandibule s'appliquait à l'os encore enduit de concrétions calcaires. Celles-ci étant tombées, toute une série de caractères anormaux apparurent, dont les deux plus notoires sont : d'une part, l'augmentation de volume du corps de la mandibule dans sa partie moyenne et, d'autre part, une grande cavité au lieu et place qu'auraient dû occuper la première et la deuxième molaire. Ces dents font défaut, comme la première prémolaire, du reste, mais pour des raisons différentes. Il s'agit là, de toute évidence, d'une lésion pathologique dont les caractères apparurent mieux lorsque les concrétions calcaires qui revêtaient les parois du corps mandibulaire et celles de la cavité, se furent détachées quasi spontanément par dessiccation (1).

Nous décrirons successivement la morphologie de l'os dans son ensemble, puis celle de la cavité dont il est creusé, enfin les dents qui ont persisté avec les anomalies qu'elles présentent.

Hors de toute autre considération, il s'agit là d'un individu de très forte taille, puisque la longueur alvéolaire de la série dentaire est de 180 mm, supérieure à celle de tous les échantillons de comparaison que nous avons examinés. L'arrière-molaire elle-même est plus longue de 4,5 mm que les molaires les plus fortes de *Bison priscus* de Gargas et du Placard conservés à l'Institut de Paléontologie humaine, à Paris.

Les mutilations anciennes de la mandibule ne permettent pas une étude métrique comparative, sinon pour la hauteur du corps mandibulaire, qui atteint 94,5 mm derrière la troisième molaire et 53,2 mm devant la première prémolaire, en des zones que la lésion pathologique ne semble pas avoir modifiées. Les mesures respectives prises sur la mandibule du Bovidé du loess récent d'Achenheim donnent 80 mm et 41,5 mm.

Entre ces limites, les dimensions de l'os sont anormalement développées; leur

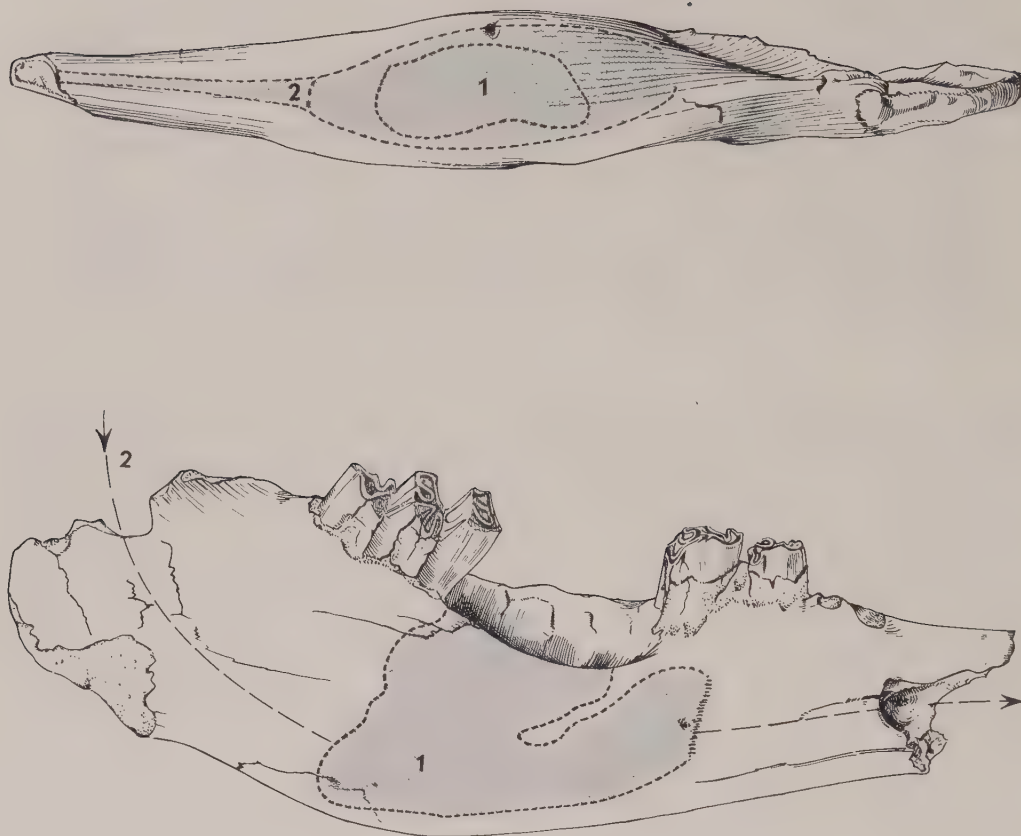
(1) L'examen de l'os était rendu difficile par la présence de ces concrétions. Un essai de décollement de cet enduit, quoique conduit avec prudence, s'avérait préjudiciable à la pièce. Celle-ci fut maintenue pendant deux mois environ dans une salle très sèche, sans autre préparation. Au terme de ce séjour, les concrétions furent clivées du plan osseux, sans dommage, à l'aide d'une fine lame de rasoir agissant comme levier.



Pl. 1. — LA MANDIBULE PATHOLOGIQUE DU BOVIDÉ D'ACHENHEIM.

En haut: Vue de la face externe. Fissures osseuses non pathologiques. L'orifice de la tumeur s'ouvre sur le bord alvéolaire, à la place des deux premières molaires.

En bas: La vue supérieure du bord alvéolaire montre la loge cratériforme de la tumeur. En avant, celle-ci a un mince plancher osseux en partie effondré ; en arrière, elle se prolonge dans le corps de la mandibule, vers son bord inférieur (environ gr. nat.).



Pl. 2. — DESSINS DEMI-SCHÉMATIQUES DE LA MANDIBULE.

En haut : Le bord inférieur, soufflé par la tumeur, est devenu une véritable surface sur laquelle ont été projetés, en grisé, les contours de la cavité tumorale (1) : au centre, son orifice superficiel ; autour, la cavité profonde ; en avant, le canal du nerf dentaire inférieur (2).

En bas : Vue de profil montrant les prolongements antérieur et postérieur de la cavité tumorale (1) et ses rapports avec le nerf dentaire inférieur (2). Longueur totale de la pièce : 33 centimètres.

accroissement ressortit alors de la maladie : à l'aplomb de la place qu'eût dû occuper la deuxième molaire, l'épaisseur de la branche mandibulaire atteint 51,5 mm. La même mensuration prise sur la mâchoire saine d'un très grand sujet (Bison) du quaternaire ancien d'Autriche donne 43 mm (Freudenberg 1914) et, prise sur une mandibule de grand Bovidé de la base du lœss récent d'Achenheim, trouvée dans la briqueterie Hurst le 7 février 1950, elle est de 32,5 mm.

Les apparences sont celles d'une pachyostose, mais il n'en est rien dans la réalité. La table osseuse ne s'est pour ainsi dire pas épaissie ; ce sont les parois qui se sont écartées, soufflées en quelque sorte sous l'effet d'une action étrangère de siège intra-mandibulaire développée dans cette cavité qui s'ouvre sur le bord alvéolaire. La pression excentrique s'est exercée sur les deux versants — lingual et vestibulaire, devenus franchement convexes. Ces modifications sont particulièrement marquées sur le bord inférieur de l'os, qui a perdu sa convexité à court rayon pour devenir presque une surface plane. L'agent pathologique a enfin expulsé la première et la deuxième molaire. A la place de leurs alvéoles s'ouvre maintenant une cavité oblongue de 70 mm de long sur 38 mm de large dans ses diamètres maximums.

En même temps qu'il se distendait, le bord alvéolaire subissait des phénomènes de destruction par usure lente. La cloison osseuse entre la première et la deuxième molaire a disparu sans laisser de traces, et il n'y a pas le moindre vestige d'alvéole. Un cratère a pris la place ; son bord lingual est à peine modifié, mais son bord vestibulaire est évasé et abaissé par résorption osseuse lente. Les dents, perdant toute connexion osseuse, ont flotté dans cet espace, d'où elles ont été expulsées avant la mort de l'animal.

La cavité se poursuit dans la profondeur par des bords abrupts. Dans la moitié antérieure, elle présente un plancher osseux mince et concave en haut, qui est perforé en un point correspondant à l'emplacement de la racine avant de la première molaire. Mais cette perforation est peut-être un accident posthume.

Dans la moitié postérieure, la cavité se poursuit dans la profondeur jusqu'au-dessous de la racine antérieure de la troisième molaire et se développe en avant sous le pont osseux, jusqu'à l'aplomb de la troisième prémolaire. Les figures 3 et 4, qui tiennent lieu d'image radiographique, représentent les contours de cette cavité mieux que toute description.

En bref, la partie moyenne de la mandibule est occupée par une vaste cavité tapissée par une coque osseuse d'épaisseur normale ou à peine amincie.

Les parois de cette cavité sont lisses ou légèrement mamelonnées, sans la moindre trace de lésions réactionnelles comme en portent les tissus osseux lorsqu'ils sont enflammés ou irrités par le contact d'une suppuration. Il n'y a pas trace de cloisons de refend.

De pareils caractères permettent d'éliminer les lésions inflammatoires abcédées et les tumeurs osseuses destructives. Les tumeurs à myéloplaxes mandibulaires

soufflent bien la branche horizontale, mais elles n'ont pas une pareille régularité et présentent des cloisons de refend.

La forme centrale néoplasique de l'actinomyose, fréquente chez les animaux et notamment chez le bœuf actuel, à laquelle on pouvait penser, semble devoir être aussi éliminée au bénéfice d'une tumeur d'origine dentaire, kystique, soufflant régulièrement l'os sans le faire éclater, et expulsant les dents.

La lésion est du type des kystes radiculo-dentaires ou des adamantinomes kystiques. Elle a eu la deuxième molaire pour origine ; la première molaire a vraisemblablement été une victime de voisinage, par expulsion.

Curieuse en soi, la lésion est également intéressante par ses conséquences. Les lésions dentaires, par contre-coup, sont évidentes. On peut admettre qu'elles s'accompagnaient aussi de lésions d'ordre nerveux.

La disparition des première et deuxième molaires est une conséquence directe de la tumeur, qui a entraîné leur expulsion. La disparition de la première prémolaire est sans relation directe avec la tumeur.

Les dents restantes ont subi des lésions par contre-coup, d'une part, à leur base d'implantation, d'autre part, au niveau de la surface triturante.

La troisième prémolaire est déchaussée, elle a perdu pied en arrière, et, si l'animal eût tant soit peu survécu, il est probable que la paroi postérieure de l'alvéole de cette dent, en partie résorbée, eût cédé et cette dent eût subi le sort de la molaire voisine.

La troisième molaire, devant le vide créé devant elle, s'est inclinée en avant plus fortement que la prémolaire.

Dès lors, sont survenus des troubles de l'articulé dentaire, dont les traces sont très nettes.

Les prémolaires présentent sur leur lobe postérieur un plan abrasé, incliné vers l'extérieur. L'arrière-molaire, du fait de son inclinaison vers l'avant, et probablement aussi des mouvements anormaux de la mandibule qu'entraînaient la gêne, puis la douleur, a subi une usure anormale. Les dents supérieures n'ont plus agi sur la surface triturante correspondante, mais sur l'arrière des lobes antérieur et moyen. Il en est résulté une abrasion en marche d'escalier, qu'indiquent les dessins et les photographies.

Dans ces conditions, la mastication était troublée et douloureuse.

Elle devait l'être également par irritation du nerf dentaire inférieur. Celui-ci, en effet, était au contact direct de la tumeur sur une notable partie de son trajet et devait subir des phénomènes de compression.

Il est bien possible, dans de pareilles conditions, que ce Bovidé, porteur d'une tumeur en soi bénigne, acquise alors qu'il avait atteint sa pleine croissance et une taille remarquable, ait fini par dépérir et mourir sous l'effet de la sous-alimentation qui le rendait plus vulnérable.

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE — 1953

**LA TRIGONODONTIE DES RONGEURS
SIMPLICIDENTÉS**

PAR

S. SCHAUB

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

120, Boulevard Saint-Germain, 120

LA TRIGONODONTIE DES RONGEURS SIMPLICIDENTÉS

PAR

S. SCHAUB

C'est un fait bien connu que la denture des Rongeurs simplicidentés est incomplète. Le nombre des incisives est réduit à une seule dans chaque mâchoire, les canines ont complètement disparu, les incisives sont séparées des dents jugales par une grande barre, le diastème. Le nombre des prémolaires est toujours réduit. Dans le cas où il en reste, il en persiste en général une, parfois deux. Même dans la série des molaires, on observe la réduction ou même la disparition de la dernière dent.

En général, la denture des Rongeurs semble très uniforme, mais elle ne l'est pas dans les détails. Nous observons dans les molaires une multitude encombrante de structures différentes, et ce sont précisé-



Fig. 1. — *Protohydrochærus perturbidus*
Amegh.

M³ gauche d'un cabiai fossile.

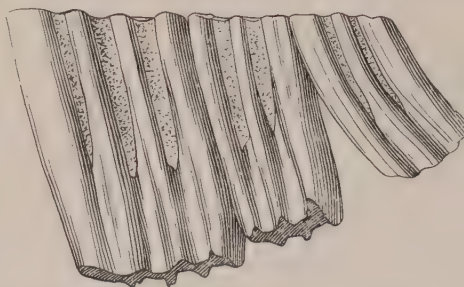
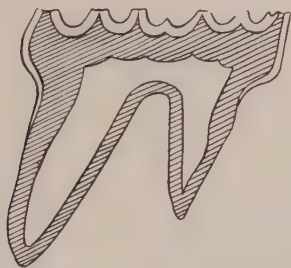


Fig. 2. — Coupe verticale d'une molaire de loir et molaires inférieures d'un campagnol.

ment ces différences qui nous permettent de distinguer le rat musqué du rat ordinaire, la souris du campagnol, l'écureuil du loir et les *Hesperomys* de l'Amérique des souris et rats de l'Ancien Monde.

La diversité des molaires se documente avant tout par leur taille. Un des

extrêmes est représenté par la troisième molaire supérieure d'un parent fossile du Capybara. Elle mesure 68 mm (fig. 1). Chez la plupart des Rongeurs, nous trouvons de petites molaires, même très petites. Il en résulte que la structure de ces dents n'a pas trouvé l'attention dont elle est digne.

Quant à la hauteur de la couronne, il y a deux extrêmes (fig. 2). Chez les loirs, la couronne est très basse, pas plus haute qu'un cachet, tandis que, dans les campa-

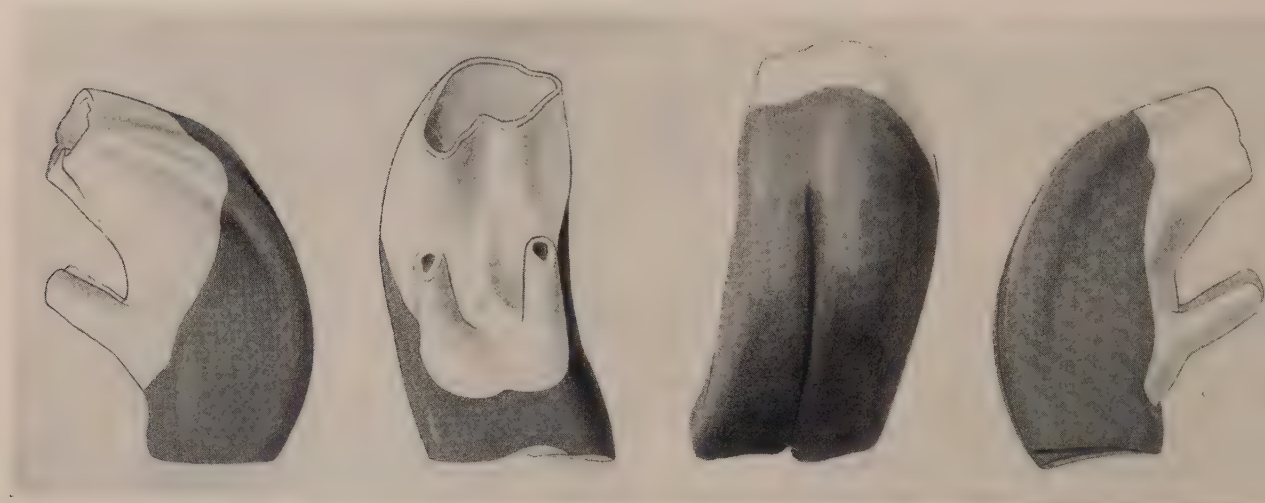


Fig. 3. — *Issiodoromys minor* Schlosser.

Molaire supérieure gauche, vue d'en arrière, du côté externe, du côté interne et de devant.

gnols, les molaires ont atteint le dernier degré de l'hypsodontie, c'est-à-dire un stade où la dent ne comprend plus que la couronne qui est devenue prismatique. Le collet et les racines ont disparu et la croissance de la couronne est devenue

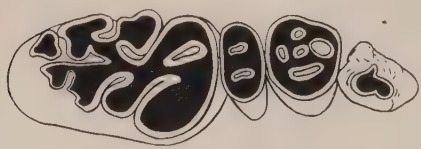


Fig. 4. — *Mylagaulus* ? cf. *monodon* Cope.
M₃-P₁ gauches.

perpétuelle. Entre ces deux extrêmes, nous observons tous les stades intermédiaires qu'on peut s'imaginer. Le surhaussement des couronnes peut même être unilatéral, comme, par exemple, dans les *Issiodoromys* (fig. 3), où la partie externe reste basse, tandis que la partie interne est devenue hypsodonte. Cette inéga-

lité a produit une tendance curvative de la couronne.

Dans les molaires brachyodontes, la surface masticatrice est tuberculeuse ou lophodonte, dans les cas où les tubercules sont réunis par des crêtes. Dans les molaires hypsodontes, on constate souvent la formation de prismes ou de lamelles.

Dans une série de dents jugales, la variation de taille peut être considérable. La prémolaire de *Plesiosminthus*, par exemple (fig. 43), n'est qu'un tout petit bouton à peine visible, mais, chez un grand nombre d'autres formes, cette dent

égale ou surpasse les molaires. Au Tertiaire de l'Amérique du Nord, il existait même une famille, les *Mylogaulidæ*, qui avait agrandi cette prémolaire aux dépens des molaires (fig. 4).

Mais toutes ces variations ne sont pas l'essentiel ; ce qui importe, ce sont les métamorphoses de la structure des couronnes des molaires. Nous aurons à nous occuper, en première ligne, des résultats obtenus par H.-G. Stehlin (1870-1941) qui, pendant une grande partie de sa vie, a étudié l'odontologie des Rongeurs. Il avait l'intention de publier ces résultats dans un grand mémoire intitulé *La Trigonodontie des Rongeurs simplicidentés*, mais, au moment de sa mort, ce travail ne fut qu'à moitié terminé, et c'est dans ces circonstances que je me suis chargé de compléter son œuvre en rédigeant moi-même les parties qui manquaient.

Ce mémoire, paru dans les *Mémoires suisses de Paléontologie*, vol. LVII, 1950, a pour but d'étudier si, chez les Rongeurs simplicidentés, les innombrables modifications de la structure des molaires peuvent être dérivées du plan trigonodonte.

Le plan fondamental trigonodonte.

Le terme trigonodonte, qui avait été conçu par Rutimeyer, fut adopté en définitif par Stehlin. Celui-ci le préfère aux termes trituberculaire — pour les molaires supérieures — et trituberculaire-sectorial — pour les molaires inférieures.

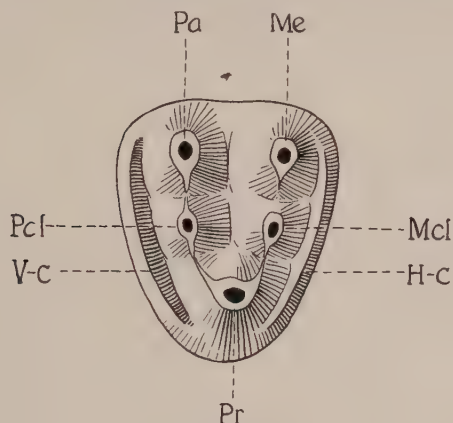


Fig. 5. — Schéma du plan primordial trigonodonte d'une molaire supérieure.

Pr, Protocône ; *Pa*, Paracône ; *Me*, Métacône ; *Pcl*, Protoconule ; *Mcl*, Métaconule ; *Vc*, Bourrelet (*Cingulum*) antérieur ; *Hc*, Bourrelet (*Cingulum*) postérieur.

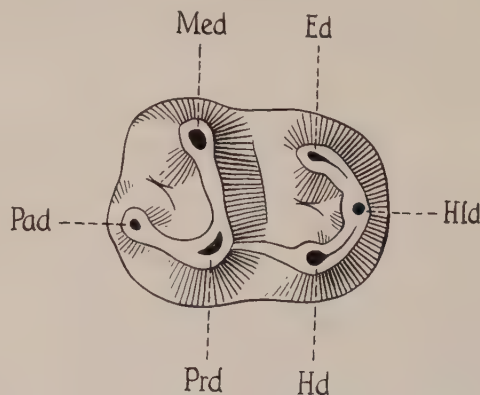


Fig. 6. — Schéma du plan primordial trigonodonte d'une molaire inférieure.

Pad, Paraconide ; *Prd*, Protoconide ; *Med*, Métaconide ; *Hd*, Hypoconide ; *Ed*, Entoconide ; *Hld*, Hypoconulide.

rieures — qui avaient été en usage dans la théorie de Cope-Osborn. Pour Stehlin, l'essentiel de cette théorie n'est pas le nombre, mais la position des tubercules.

Dans les molaires supérieures (fig. 5), le plan trigonodonte se compose de trois tubercules qui forment le trigone : protocône, paracône et métacône, et de deux

tubercules intermédiaires placés dans les crêtes qui relient le protocône avec le paracône et le métacône. Dans les molaires inférieures (fig. 6), le plan primordial est plus compliqué. Trois tubercules, le protoconide, le paraconide et le métaconide forment le trigonide, tandis que la partie postérieure de celle-ci, le talonide, plus bas que le trigonide, se compose de l'entoconide, de l'hypoconide et de l'hypoconulide. Le terme trigonodonte est donc de nature descriptive et s'adapte aussi bien aux molaires supérieures qu'aux molaires inférieures et même au talonide de ces dernières.

Je préfère également le terme trigonodonte à celui de *tribosphenic structure* proposé par Simpson. Ce terme exprime d'une manière excellente l'antagonisme à la fois triturant et agissant comme coin des molaires supérieures et inférieures, mais il néglige la morphologie et ne tient pas compte de la position des tubercules.

Les auteurs qui adhèrent à la théorie de Cope-Osborn sont persuadés que la structure des molaires des Simplicidentés est passée par un stade trigonodonte. Mais on a omis de corroborer cette conviction en interprétant toutes les structures, soit compliquées, soit simples, dérivées de ce stade, et de suivre les métamorphoses du plan primordial dans les formes évoluées. On a même mis en doute la validité de la théorie pour les rats et les souris dont la structure des molaires, il est vrai, n'est pas facile à comprendre, et semble présenter des réminiscences du plan des Multituberculés. Il s'agit là, sans doute, d'une concession faite à la théorie de Forsyth Major, qui s'oppose à celle de Cope-Osborn et prétend que les molaires des Rongeurs dérivent d'un plan primordial composé de trois rangées longitudinales de tubercules. Il y a encore quelques auteurs qui persistent dans les vues de Forsyth Major.

Les vestiges du plan trigonodonte chez les Sciuridés.

La tâche que Stehlin s'est posée pour son mémoire fut de passer en revue toutes les variations des molaires des Simplicidentés, en prenant comme point de départ le plan trigonodonte. Ses études l'ont convaincu que, dans tous les cas, ces structures sont des modifications du plan primordial. Mais où faut-il chercher les traces de ce plan ? La plupart des auteurs américains sont d'avis que, pour trancher cette question, ce ne sont que les Rongeurs les plus anciens de leur continent qui entrent en considération. Mais ils oublient que, pour les Rongeurs, la documentation du Paléocène nord-américain est si peu abondante qu'elle ne pourra jamais nous renseigner sur la diversité des structures qui existaient à cette époque-là et, en même temps, ils ne tiennent pas compte du fait que l'histoire des Rongeurs et la différenciation des structures de leurs molaires remontent à des périodes géologiques beaucoup plus anciennes.

Dans les premiers chapitres des deux parties de son mémoire, Stehlin démontre que ce sont les Sciuridés récents et surtout fossiles, qui, aussi bien dans les molaires

supérieures qu'aux inférieures, ont conservé avec ténacité les vestiges distincts du plan trigonodonte.

Chez la marmotte et son parent américain *Cynomys*, le trigone est bien évident

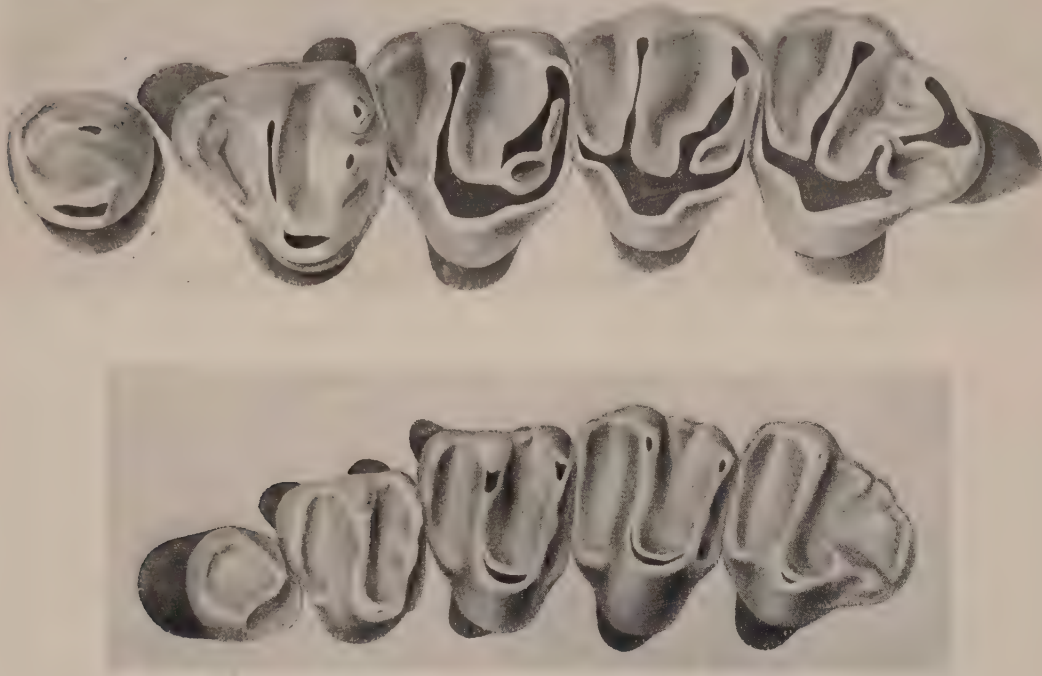


Fig. 7. — Dents jugales supérieures de Sciuridés.
En haut, marmotte ; en bas, souslick.

(fig. 7) malgré un certain allongement du protocône et la réduction des tubercules intermédiaires. Chez notre écureuil, les crêtes du trigone sont moins convergentes, mais, chez les écureuils de l'Aquitainien et du Stampien européens, la structure trigonodonte est beaucoup mieux marquée (fig. 8). Pour fonder sa théorie, Forsyth Major avait insisté sur la structure de certains Sciuridés comme *Funisciurus* (fig. 9). La structure de ces molaires semble justifier la supposition de trois rangées longitudinales de tubercules, mais les Sciuridés fossiles nous prouvent que c'est un stade dérivé et non primitif.



Fig. 8. — *Sciurus chalaniati* Viret nec Pomel.
Écureuil du Stampien supérieur. M², M¹-P².

Pour les molaires inférieures des Sciuridés, la trigonodontie est moins facile à démontrer. Dans les formes récentes, comme par exemple dans la marmotte, le paraconide n'existe plus (fig. 10). Le trigonide ne forme que la partie la plus

antérieure de la couronne et, dans le talonide, l'hypoconulide a disparu et l'entoconide s'est effacé. Mais ce sont de nouveau les formes oligocènes qui nous révèlent

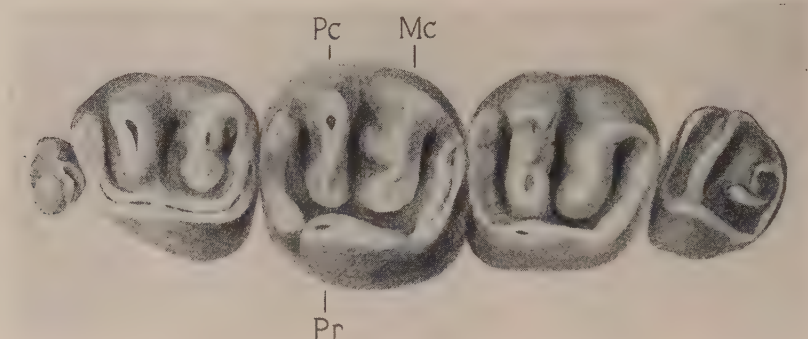


Fig. 9. — *Funisciurus leucostigma* Temm., Sciuridé récent.
Dents jugales supérieures gauches.

le plan primitif avec le paraconide conservé. Chez *Sciurus feignouxii* (fig. 11), on observe, à la première molaire qui est, en général, la plus primitive, les traces

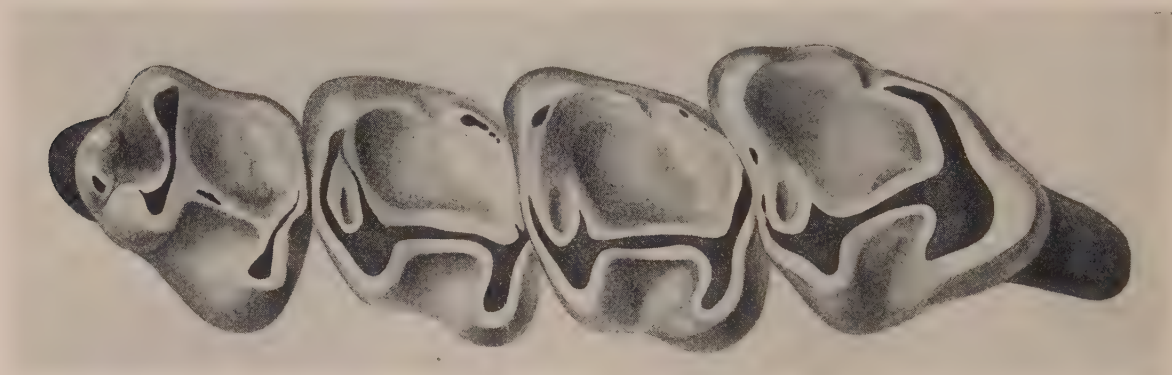


Fig. 10. — Dents jugales inférieures gauches d'une marmotte.

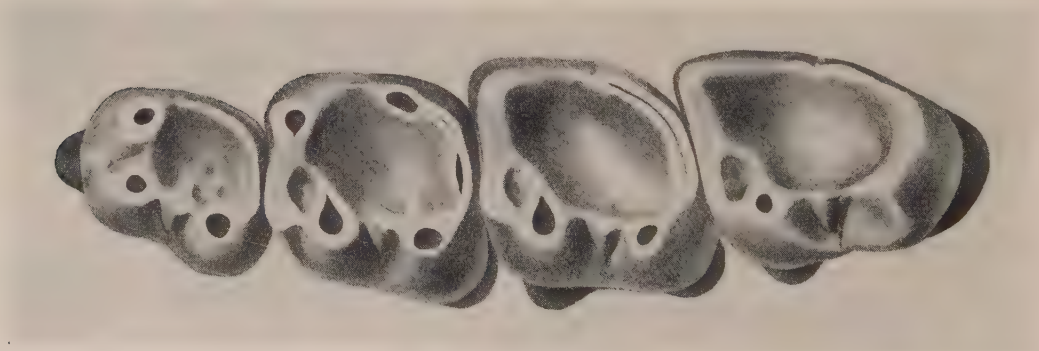


Fig. 11. — *Sciurus feignouxii* Pomel, écureuil de l'étage aquitanien. Dents jugales inférieures gauches.

du paraconide, de l'hypoconulide et de l'entoconide. Chez certains *Sciurus* des Phosphorites, la structure trigonodonte est encore plus évidente (fig. 12).

Ce sont ces Sciuridés oligocènes qui, par la conservation de leur paraconide, permettent de constater que, *parmi tous les Simplicidentés fossiles et récents, les Sciuridés présentent la structure la plus archaïque des molaires.*

La plupart des auteurs américains pensent qu'il faut chercher les ancêtres des autres Simplicidentés parmi les Rongeurs les plus anciens du Nouveau Monde. Ce sont des membres de la famille des *Ischyromyidae* appartenant au genre

Paramys. Nos confrères américains fondent leur opinion d'abord sur l'âge de ces fossiles en supposant que les représentants les plus anciens d'une famille sont aussi les plus primitifs et, ensuite, sur le fait qu'il existe, selon leur avis, aucune meilleure théorie soutenable par des raisons stratigraphiques. Il n'y a qu'un seul auteur, Albert E. Wood, pour s'opposer à cette opinion.

Par la structure de leurs molaires, les *Paramyinae*, représentées en Europe,

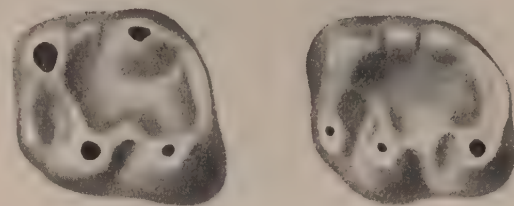


Fig. 12. — *Sciurus* sp., écureuil de l'étage stampien.
Deux molaires inférieures.



Fig. 13. — *Plesiarctomys spectabilis* Major. Étage lutétien. Dents jugales inférieures gauches.

par exemple, par le genre *Plesiarctomys* du Lutétien et du Ludien, se rattachent étroitement aux Sciuridés du Tertiaire, mais leur paraconide (fig. 13) ne se présente pas dans la forme bien développée comme dans les *Sciurus* du Stampien, mais plutôt comme dans l'écureuil récent, où il a subi une réduction bien marquée. Même l'espèce la plus ancienne, *Paramys atavus* du Paléocène américain, ne fait pas exception.

Quant au développement de leurs tubercules internes, les molaires supérieures des *Plesiarctomys* et *Paramys* (fig. 14) ont atteint un stade qu'il faut supposer comme ancestral aux *Adelomys* les plus primitifs, dont nous aurons à

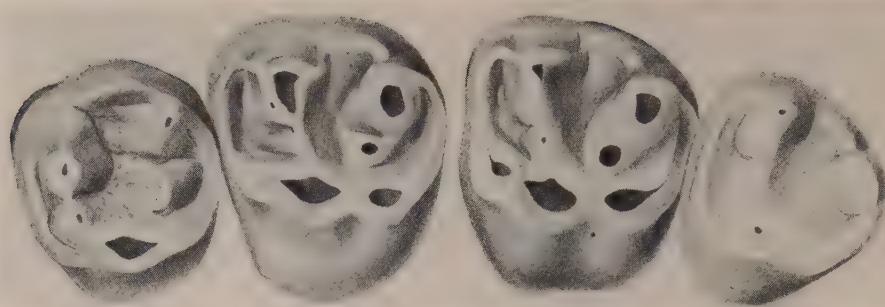


Fig. 14. — *Plesiarctomys spectabilis* Major. Étage lutétien. Dents jugales supérieures gauches.

parler dans un moment, mais qui est toujours plus évolué que celui des *Sciurus*.
Un autre Ischyromyidé européen est le genre *Plesispermophilus* signalé par

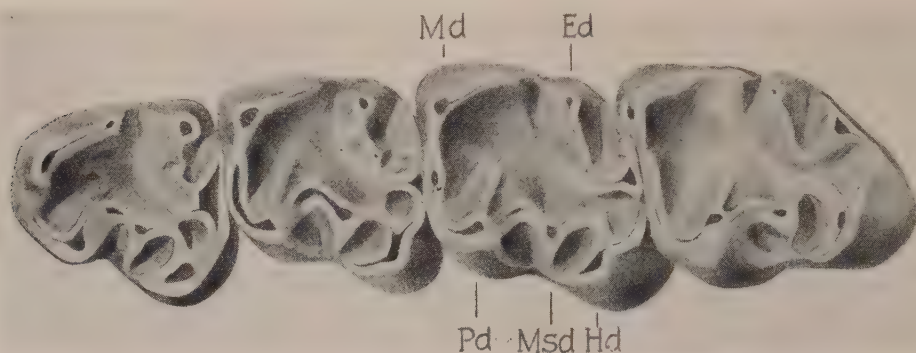


Fig. 15. — *Plesispermophilus angustidens* Filhol. Phosphorites du Quercy. Dents jugales inférieures gauches.

Filhol dans les Phosphorites du Quercy (fig. 15). Il est voisin des *Prosciurus* américains, mais, comme ceux-ci, il ne pourrait jamais être rangé parmi les ancêtres

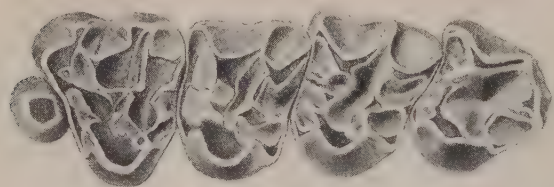
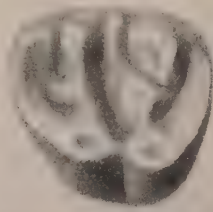


Fig. 16. — *Sciurodon cadurcensis* Schlosser. Phosphorites du Quercy. Dents jugales supérieures gauches.

des *Sciurus*. Le paraconide n'existe plus; la crête postérieure du trigonide est effacée, mais, dans le talonide, on trouve l'ébauche d'une crête transversale postérieure. Tous ces caractères ne se trouvent pas chez les *Sciuridés* primitifs. La denture supérieure de *Plesispermophilus*, connue jusqu'ici seulement par une prémolaire, ressemble probablement un peu à celle de *Sciurodon* (fig. 16), genre appartenant, il est vrai, à une autre famille, celle des *Aplodontidæ*.

Comment, dans le genre *Adelomys*, la molaire supérieure trigonodonte se transforme en molaire quadrangulaire.

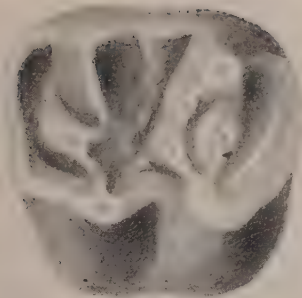
Dans une multitude de Rongeurs simplicidentés, les molaires supérieures sont devenues quadrituberculaires. Ils possèdent un tubercule postérieur interne qui s'est détaché, dans la plupart des cas, du protocône, sur son versant postérieur.



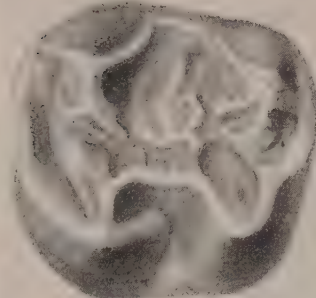
A



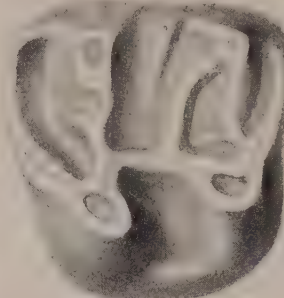
B



C



D



E

Fig. 17. — Cinq molaires supérieures d'*Adelomys*.

A, B, *Adelomys cartieri* Stehlin et Schaub ; C, *Adelomys siderolithicus* Major ; D, E, *Adelomys vaillanti* Gervais.

Cette complication se rencontre déjà chez certains Sciuridés progressifs, par exemple dans les genres *Xerus* et *Heteroxerus*. Mais l'exemple le plus impressionnant se trouve chez le genre *Adelomys*. *Adelomys* est un ancien nom générique créé par Gervais, remplacé pendant longtemps par *Sciuroides* et rétabli par Stehlin. Les cinq molaires de la figure 17 montrent comment une molaire à couronne subtriangulaire, à tubercules internes encore très rapprochés et en connexion, se transforme peu à peu en molaire quadrangulaire, à tubercules internes séparés par un sinus ou synclinal largement ouvert. Dans les stades A et B, les tubercules internes s'écartent peu à peu ; en C, on observe que la crête entre ces tubercules

est interrompue ; en D, on voit toujours sa partie antérieure, mais, vers le centre de la couronne, une nouvelle crête longitudinale s'est formée ; en E, c'est celle-ci qui subsiste. En outre, les stades C, D, E, montrent les premiers vestiges d'une nouvelle crête transversale, le mésolophe, située entre le paracône et le métacône. Elle sera composée de deux éléments, un mésostyle au bord labial de la couronne et une partie du côté postérieur du trigone qui se détachera du métacône.

Derrière ce reste du côté postérieur du trigone, se forme une autre crête transversale qui s'insère par son bout lingual, soit au tubercule interne postérieur, comme chez *Adelomys siderolithicus*, soit au cingulum postérieur comme chez *Adelomys vaillanti*. Nous verrons que le second mode d'insertion est celui qui sera accepté par les *Theridomys*.

Dans les molaires inférieures d'*Adelomys* (fig. 18), le trigonide se présente dans sa forme primitive. Le paraconide est bien conservé, même mieux que dans les

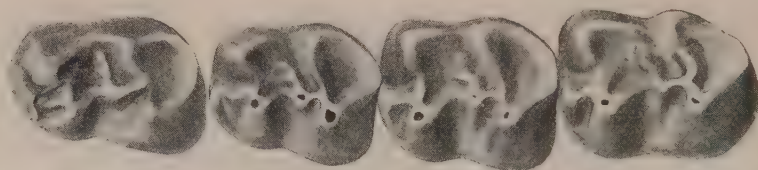


Fig. 18. — *Adelomys vaillanti* Gervais. Sidérolithique du Mormont (Vaud). Dents jugales inférieures gauches.

Sciuridés oligocènes. Ses relations avec le protoconide et le métaconide sont les mêmes comme dans la figure 6 qui représente le stade primordial hypothétique. Mais le talonide a bien dépassé ce stade. Entre l'entoconide et l'hypoconide, il existe une crête transversale postérieure, faiblement développée chez *Adelomys vaillanti*, mais très distincte dans les autres espèces d'*Adelomys*. Dans les formes évoluées, un tubercule accessoire s'est formé dans la crête longitudinale entre l'hypoconide et le protoconide. C'est le mésoconide qui, chez *Adelomys vaillanti*, est pourvu d'une crête transversale mince qui se dirige vers le bord labial de la couronne sans l'atteindre.

Le plan *Theridomys*, prototype d'une structure plicidentée.

La figure 19 représente une molaire supérieure d'*Adelomys* et une de *Theridomys*, vue de profil et de la surface masticatrice. Les ressemblances des deux couronnes sont frappantes, mais il existe, chez *Theridomys*, une tendance bien marquée vers la plicidentie, c'est-à-dire une structure qui n'est plus composée de tubercules, mais de crêtes transversales. Il est facile de retrouver, chez *Theridomys*, les deux tubercules externes d'*Adelomys*, mais, en regardant la couronne de

profil, on constatera que leur prédominance est sensiblement atténuée. Les cingula et le mésostyle sont mieux marqués que chez *Adelomys*. Sur la surface masticatrice, on voit que les cingula ont été renforcés, tandis qu'au milieu de la couronne s'est formé un mésolophe.

Pour les crêtes de *Theridomys*, Stehlin a introduit un terme nouveau. Il les appelle anticlinaux et les vallons qui les séparent synclinaux. D'après cette terminologie destinée à remplacer les désignations imprécises comme « Pli », « loop »,

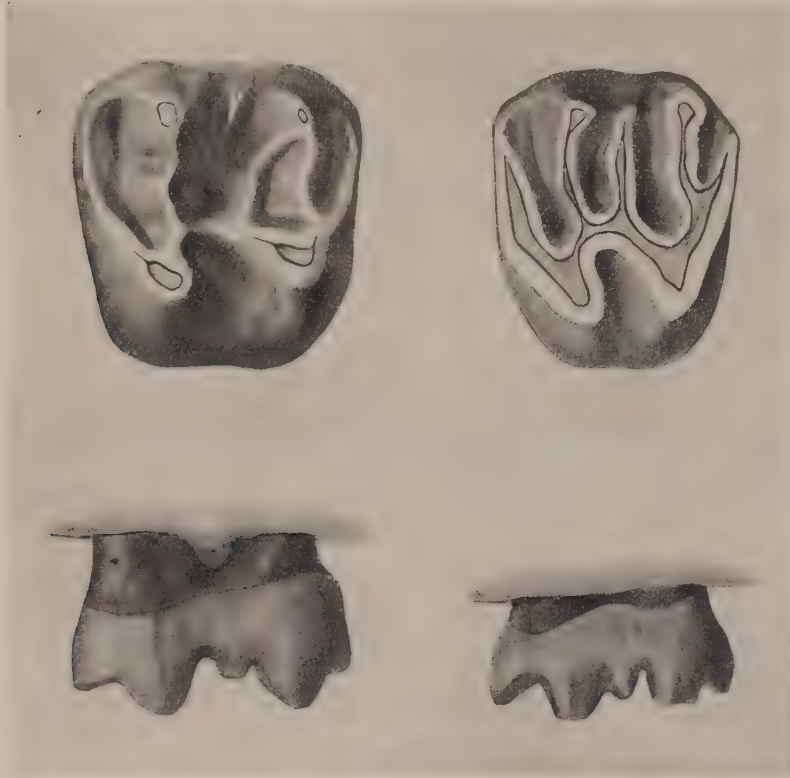


Fig. 19. — Molaires supérieures gauches vues de la surface masticatrice et de profil.
A gauche, *Adelomys* ; à droite, *Theridomys*.

« îlot d'émail », etc., on distingue, dans une molaire supérieure de *Theridomys*, quatre synclinaux externes séparant cinq anticlinaux dont le premier est le cingulum antérieur d'*Adelomys* ; le second est le paracône avec sa crête transversale ; le troisième est le mésolophe ; le quatrième est le métacône avec sa crête transversale ; le cinquième est le cingulum postérieur.

Les quatre synclinaux externes n'ont pas la même valeur. Le quatrième est le plus court, le troisième le plus long. Celui-ci se dirige en arrière, vers le bord postérieur de la couronne, tandis que le quatrième anticlinal ne s'insère pas sur le tubercule interne postérieur, mais se courbe en arrière, vers le

cingulum postérieur. C'est un caractère qui revêt une importance toute spéciale.

Les molaires inférieures de *Theridomys* possèdent cinq ou quatre anticlinaux internes séparés par quatre ou trois synclinaux. Les sous-genres *Theridomys* s. str., *Trechomys* (fig. 20) et *Oltinomys* en possèdent le nombre complet : le premier anticlinal est formé par le paraconide (il disparaîtra dans les sous-genres *Blainvillimys* et *Isoptychus*), le second par le métaconide et sa crête transversale, le

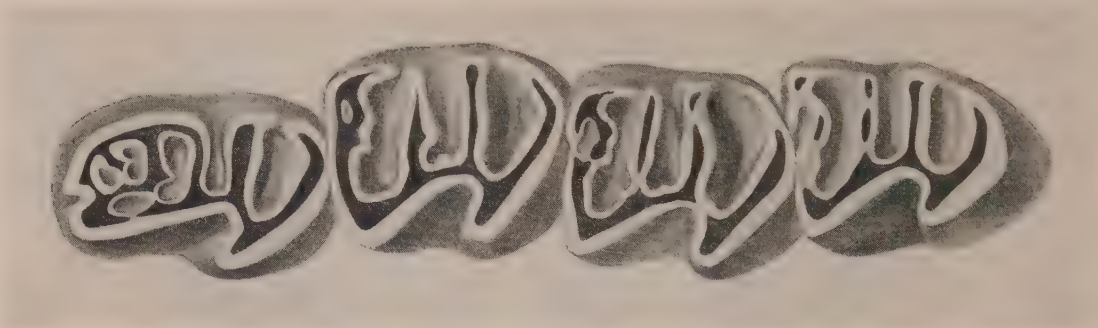


Fig. 20. — *Trechomys bonduelli* Lartet. Étage ludien. Dents jugales inférieures gauches.

troisième par le mésolophide, le quatrième par l'entoconide et sa crête transversale et le cinquième par le cingulum postérieur.

Le plan *Theridomys* que je viens de décrire est destiné à se déployer en une multitude inouïe de variations. Au cours de ses études, Stehlin s'est convaincu qu'un très grand nombre de structures peuvent être dérivées de ce plan. Le but principal de son œuvre est de montrer comment il se développe dans la grande section des Hystricomorphes et dans quelques autres groupes.

Il n'est pas possible d'entrer, ici, dans les détails de toutes ces métamorphoses du plan *Theridomys*. Il en résulte une richesse presque incalculable de variations, illustrée par 243 figures dans l'œuvre que je viens de citer. Quelques exemples montreront comment, étant guidé par l'idée d'un plan commun pour la plupart des molaires plicidentées, on peut suivre des tendances évolutives et préciser les homologues des détails de la couronne et les caractères primitifs et évolués.

Les molaires lamellaires des *Archæomys*.

La figure 21 représente les molaires supérieures d'un sous-genre de *Theridomys*. Ils possèdent les quatre synclinaux typiques pour ce groupe et on observe que leur profondeur n'est pas égale. Le troisième synclinal, qui est le plus long, est aussi le plus profond, tandis que le quatrième l'est si peu que, dans la première molaire, il est réduit par l'abrasion à une petite fossette.

Dans le genre *Tæniodus* (fig. 22), du Stampien, la tendance évolutive se dessine d'une manière très nette. Le synclinal interne s'est prolongé, les synclinaux externes sont raccourcis, à l'exception du troisième, qui, au contraire, est en train de percer le bord postérieur de la couronne. Dans la molaire fraîche (fig. 23), on voit que les digues qui séparent les deux premiers synclinaux externes du sinus interne n'ont pas la même hauteur que les anticlinaux. Il s'agit là de l'ébauche d'une fusion entre le sinus interne et un synclinal externe — lequel des deux sera choisi n'est pas encore décidé, — un procès qui jouera un grand rôle dans la métamorphose de ces dents.

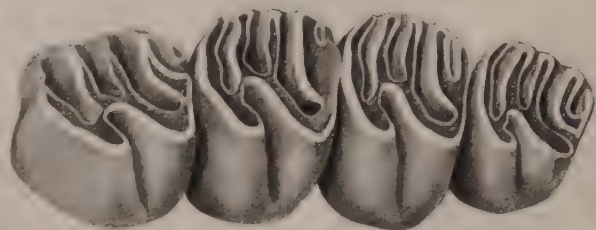


Fig. 21. — *Blainvillimys gregarius* Schlosser. Quercy. Dents jugales supérieures gauches.



Fig. 22. — *Tæniodus curvistriatus* Laiz. et Par. Étage stampien. Prémolaire et molaires supérieures gauches.

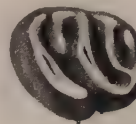


Fig. 23. — *Id.* Molaire supérieure fraîche.

La figure 24 représente les résultats de ces tendances. Le sinus interne et le premier synclinal externe forment un fossé qui traverse la couronne d'un bord à l'autre. Le second synclinal est tellement réduit que, dans la première molaire



Fig. 24. — *Tæniodus* sp. Quercy. Dent de lait et M¹-M² gauches.

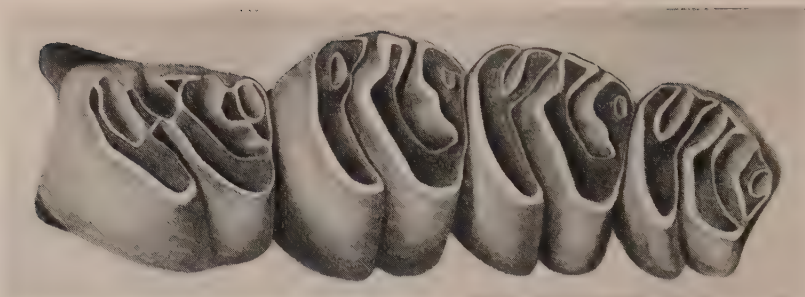


Fig. 25. — *Archæomys gracilis* Schlosser. Quercy. Dents jugales supérieures gauches.

qui est assez usée, il n'a pas laissé de trace. Dans la seconde, il est encore visible. Le troisième synclinal n'est plus fermé au bord postérieur de la couronne et forme

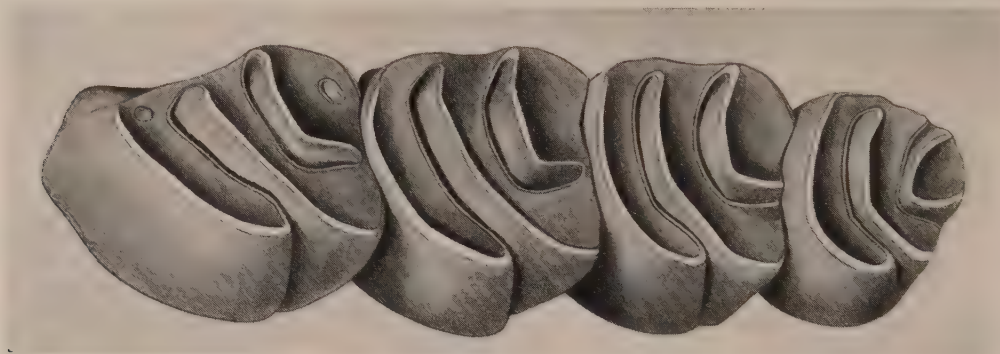


Fig. 26. — *Archæomys* sp. (Groupe d'*Archæomys chinchilloides* Gervais). Quercy. Dents jugales supérieures gauches.

un second fossé qui traverse la surface masticatrice. La couronne est donc composée de trois lamelles. La première comprend le protocône et le premier anticlinal externe; la seconde, le tubercule interne postérieur et les anticlinaux externes 2 et 3,

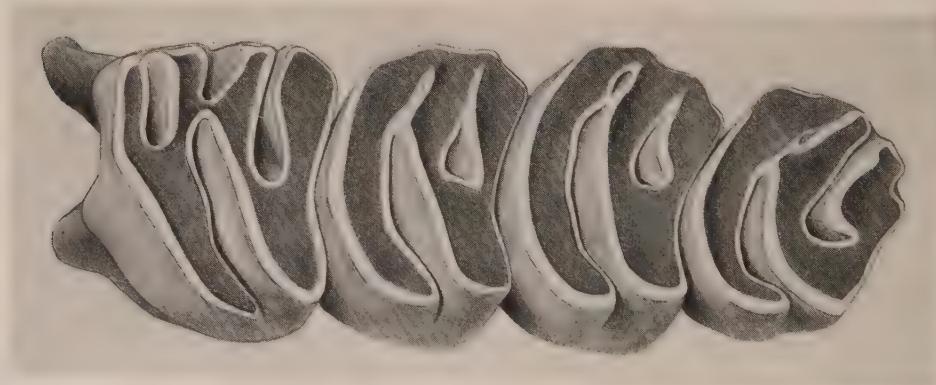


Fig. 27. — *Archæomys* sp. (Groupe d'*Archæomys chinchilloides* Gervais). Quercy. Dents jugales supérieures gauches.

la troisième, les anticlinaux 4 et 5. Ce modèle, composé de trois lamelles, se trouve chez un grand nombre de Rongeurs, mais peut être acquis par différentes voies. Chez le petit *Archæomys gracilis* (fig. 25), le synclinal interne ne pénètre pas dans

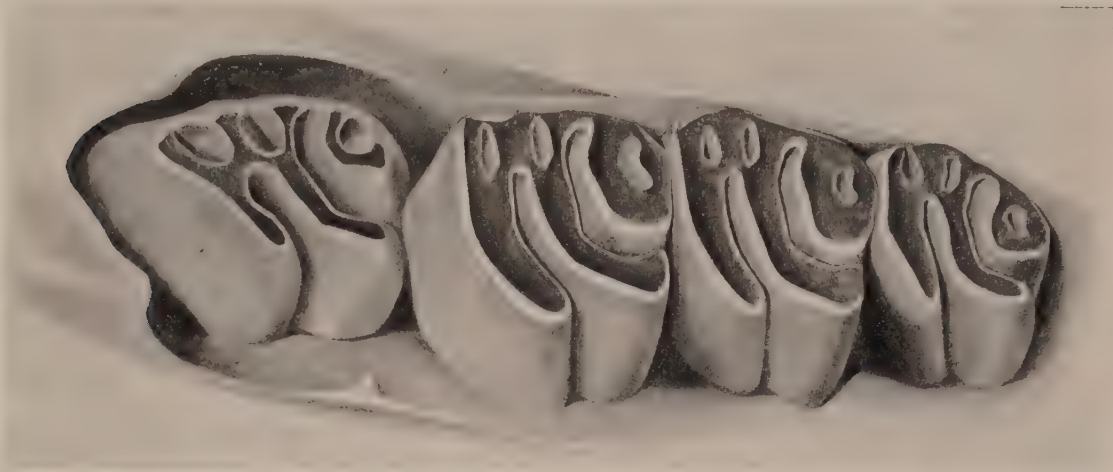


Fig. 28. — *Archæomys* sp. (Groupe d'*Archæomys chinchilloides* Gervais). Quercy. Dents jugales supérieures gauches.

le premier, mais dans le second synclinal externe. Les formes évoluées de ce type possèdent aussi les trois lamelles, mais, dans la première (fig. 26), il y a le premier et le second anticlinal externe, tandis que, dans la deuxième, il n'y a que le troisième anticlinal. Si nous n'avions que le témoignage de ces molaires, cette interprétation reposerait sur des bases très fragiles, mais la prémolaire nous dévoile qu'elle est



Fig. 29. — *Archæomys chinchilloides* Gervais. Étage stampien. Dents jugales supérieures gauches.

juste. Chez les individus séniles (fig. 27), l'abrasion fait sortir la digue, restée très basse, qui sépare le sinus interne du synclinal externe II et existe encore dans la partie la plus profonde de la couronne. C'est un exemple très instructif qui montre comme un caractère primitif, disparu dans la partie supérieure de la couronne, peut réapparaître vers la fin de la vie.

La figure 28 représente un autre type d'*Archæomys*. Tous les synclinaux externes sont présents, mais aucun n'est confluent avec le sinus interne. Au bord extérieur de la couronne, leur issue est barrée. Dans le maxillaire (fig. 29) apparte-



Fig. 30. — *Archæomys laurillardi* Gervais. Quercy. Dents jugales supérieures gauches.

nant à une forme plus évoluée, on observe de nouveau la formation de trois lamelles, mais elles ne sont pas homologues de celles qui sont représentées dans les figures 26 et 27.

Chez les *Archæomys* les plus évolués (*Archæomys laurillardi*) (fig. 30), il y a même quatre lamelles. Il serait bien difficile d'interpréter cette structure sans avoir

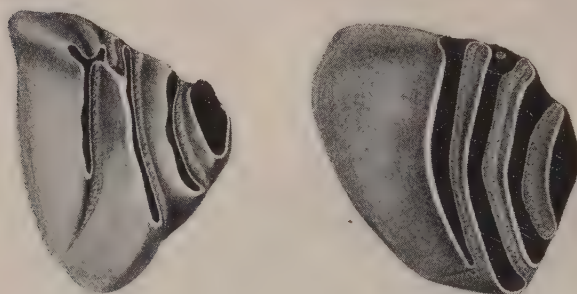


Fig. 31. — *Archæomys laurillardi* Gervais. Étage stampien.
Deux molaires supérieures à peine ou peu usées.

recours aux germes de ces molaires (fig. 31) qui montrent que le premier et le second synclinal externe sont présents, à l'état rudimentaire, à l'apex de la couronne, et que le quatrième n'est pas aussi réduit que dans les autres formes.

Les *Archæomys* nous ont fait connaître quelques moyens utilisés pour transformer une couronne du type *Theridomys* : réduction de synclinaux ; per-

cement d'un synclinal à travers le bord postérieur de la couronne ; barrage de l'issue externe des synclinaux ; fusion du synclinal interne avec un synclinal externe.

Parmi les formes récentes, l'analogie la plus frappante avec les molaires lamellaires des *Archæomys* se trouve chez les *Chinchillidæ*. Mais les molaires de *Chinchilla* ont acquis le dernier stade d'hypsodontie. Les trois lamelles ne sont soudées que par le ciment qui remplit les synclinaux ; la base de la couronne reste

ouverte pendant toute la vie et ne forme jamais de racines. Nous ne savons pas si les *Chinchillidæ*, dans leur métamorphose phylétique, ont emprunté la même voie que les *Archæomys*, mais nous constatons chez certains membres de cette famille, comme par exemple *Amblyrhiza* et *Elasmodontomys*, une augmentation du nombre des lamelles, analogue à celle dont nous observons les vestiges chez certains *Archæomys*.

Simplifications et complications du plan *Theridomys*.

La figure 32 montre des molaires qui sont tellement simplifiées qu'on serait tenté de les taxer comme primitives. En réalité, c'est une simplification du plan *Theridomys*.

Les *Issiodoromys* primitifs (fig. 33) possèdent tous les synclinaux externes.

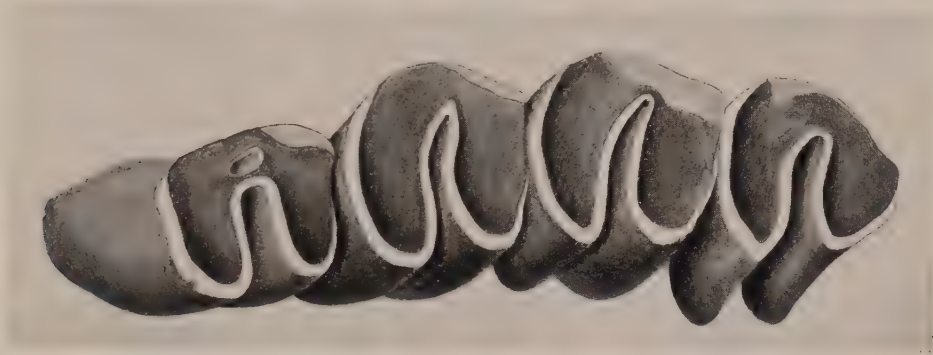


Fig. 32. — *Issiodoromys terminus* Stehlin et Schaub. Étage stampien. Dents jugales supérieures gauches.

Le second se fusionne avec le sinus interne, mais cette fusion reste superficielle. Quand les molaires sont plus usées, la digue qui sépare les deux synclinaux apparaît sur la surface masticatrice. Dans les sujets très adultes, la couronne qui est courbée par l'hypsodontie unilatérale devient plus large et, chez l'espèce terminale du Stampien supérieur, la partie externe de la couronne a disparu par l'usure.

Des modifications comparables à celles qu'on observe chez les *Issiodoromys* ont simplifié les molaires de cobayes et de leurs parents, par exemple *Dolichotis* (fig. 34). Mais ces formes récentes ont perdu les racines de leurs molaires, dont la croissance est devenue perpétuelle.

Chez une série de Rongeurs récents, les synclinaux du plan *Theridomys* se réduisent à deux, le sinus interne et le second synclinal externe. Chez le genre *Ctenomys*, de l'Amérique du Sud, même ces derniers vestiges ont disparu.

Un autre processus qui modifie le plan *Theridomys* est la division des synclinaux en différentes fossettes, séparées par des digues qui s'élèvent au fond d'un



Fig. 33. — *Issiodoromys minor* Schloesser. Étage stampien. Dents jugales supérieures gauches en différents stades d'usure.

synclinal. La mâchoire figure 35, qui provient d'un castor aquitanien, possède une deuxième molaire à second synclinal externe qui commence à se diviser. Dans la



Fig. 34. — Dents jugales supérieures gauches de Mara (*Dolichotis patagonica* Zimmermann). Récent.

première molaire, cette séparation en deux petits entonnoirs est terminée. Pour le quatrième synclinal, il y a le même changement. Mais il existe encore une autre

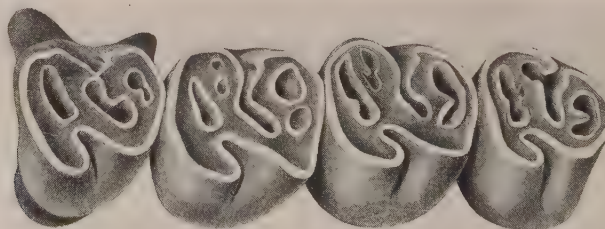


Fig. 35. — Dents jugales supérieures gauches d'un castor de l'étage aquitanien (*Steneofiber viciacensis* Gervais).

complication, c'est la formation d'encoches qui divisent les anticlinaux. Dans la troisième molaire de la figure 35, une telle encoche a réuni la partie externe du second synclinal avec le troisième, tandis que la petite partie interne du même synclinal s'ouvre vers le premier.

Dès qu'on est devenu familier avec ces changements : division d'un synclinal en entonnoirs isolés et transformation d'anti-

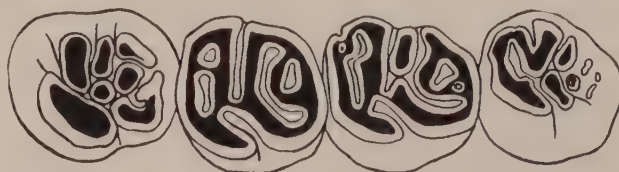


Fig. 36. — Dents jugales supérieures gauches de porc-épic (*Hystrix cristata* L.). Récent.

clinaux en tubercules séparés par des encoches, on est à même de lire les structures complexes qu'on trouve, par exemple, chez les *Hystrix* (fig. 36). L'apex des couronnes fraîches forme une agglomération de tubercules incohérents. Mais, dès que la molaire est usée, on est en présence du plan *Theridomys*.

Une lignée parallèle et voisine des *Theridomys*.

Chez les Simplicidentés, les parallélismes et convergences jouent un grand rôle. Parmi les *Archæomys*, la molaire composée de trois lamelles est développée par trois voies différentes et, chez les *Chinchillidæ*, le même résultat est obtenu d'une manière probablement différente et indépendante. Chez les Spalacids

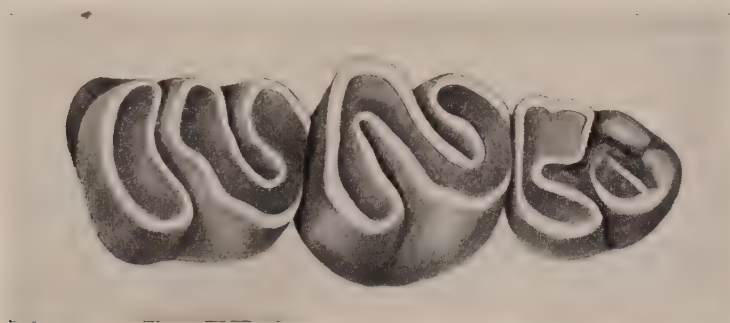


Fig. 37. — Dents jugales supérieures gauches d'un spalax pléistocène (*Prospalax priscus* Nehring).

(fig. 37), on trouve des structures semblables qui ne sont pas homologues, et même, parmi les Myomorphes qui ne se dérivent pas du plan *Theridomys*, il existe certaines structures tout à fait analogues à celles des *Archæomys* évolués.

Un des exemples les plus frappants de parallélisme est fourni par le genre *Pseudotheridomys*.

En lavant les marnes fossilifères des gisements de Saint-Gérard ou de Sansan, on découvre les molaires d'un minuscule Rongeur qui atteignent moins de 1 mm de

longueur. Comme celles de *Theridomys*, les molaires supérieures possèdent cinq anticlinaux externes, séparés par quatre synclinaux (fig. 38). Mais, contrairement à ce qu'on trouve chez tous les *Theridomys* et la grande masse des structures dérivées du plan *Theridomys*, l'anticlinal 4 qui prend naissance au métacône ne se



Fig. 38. — *Pseudotheridomys parvulus* Schlosser. Étage aquitainien.
Dents jugales supérieures gauches.

tourne pas en arrière pour s'insérer au dernier anticlinal, mais reste transversal et se fixe au tubercule interne postérieur. Ces molaires appartiennent au genre *Pseudotheridomys*, représentant d'une lignée indépendante, mais parallèle à celle des *Theridomys*.

L'anticlinal 4, en forme de crête transversale, revêt une importance spéciale. Chez les *Cricetodon*, c'est un caractère des formes archaïques. Dans les formes évoluées de ce groupe, il est remplacé par un anticlinal qui a perdu son point d'attache au tubercule interne postérieur et se tourne en arrière comme chez les *Theridomys*. Or, chez *Pseudotheridomys*, parmi les individus de certaines populations, on peut avoir la chance de trouver des molaires qui ont subi la même transformation ou sont en train de la réaliser (1) (fig. 39).

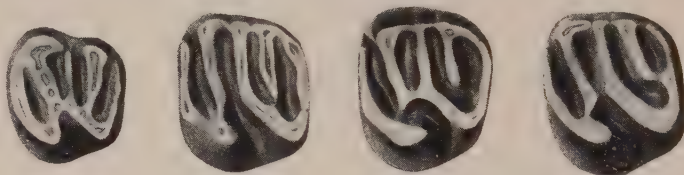


Fig. 39. — Molaires supérieures gauches de *Pseudotheridomys*.
Étage aquitainien.

Cela veut dire qu'un caractère déjà acquis par les *Theridomys* éocènes se présente, occasionnellement et indépendamment, chez les *Pseudotheridomys* de l'Oligocène supérieur. Nous voici donc vis-à-vis d'une tendance générale, actualisée plusieurs fois chez divers groupes, à différentes périodes.

Les Myoxidés sont-ils des Sciurormorphes ou des Myomorphes ?

En 1855, J. F. Brandt a proposé de subdiviser les Rongeurs simplicidentés en trois sous-ordres, les *Sciurormorpha*, les *Myomorpha* et les *Hystricomorpha*, subdivision d'ailleurs s'annonçant déjà dans la classification de De Blainville. Malgré les remarques critiques de certains auteurs, comme Winge et Forsyth Major, ces sections sont devenues classiques. F. Major reprochait à la classification de Brandt

(1) Je remercie M. le professeur Tobien, à Darmstadt, de m'avoir communiqué ces dents et de m'avoir autorisé à les publier.

de ne pas tenir compte des données de la paléontologie, de présenter en certains cas d'agglomérations des groupes hétérogènes et d'ériger des barrières qui, en réalité, n'existent pas.

Forsyth Major n'a pas exagéré. En effet, on a « bridé l'âne par la queue ». Au lieu de rassembler dans un groupe supergénérique les formes alliées et d'examiner ensuite les possibilités d'un raccordement naturel, c'est-à-dire génétique, de ces groupes, la classification orthodoxe a essayé de les placer de force dans les *hard and fast divisions*, les grandes sections de Brandt.

L'étude de la trigonodontie des Simplicidentés nous a amené à la conclusion que les Sciurormorphes et les Myormorphes ne sont pas des groupes réels. La question posée dans le titre présente un faux problème. La structure des molaires des Myoxidés (*Gliroidea*) nous apporte les preuves que cette superfamille occupe, parmi les Simplicidentés, une place isolée. Malgré les ressemblances extérieures d'un loir avec un écureuil, d'un muscardin avec une souris, les molaires ne présentent ni le plan des Muridés, ni celui des Sciuridés.

Les plus anciens Rongeurs gliroïdes sont deux espèces d'un genre nouveau,

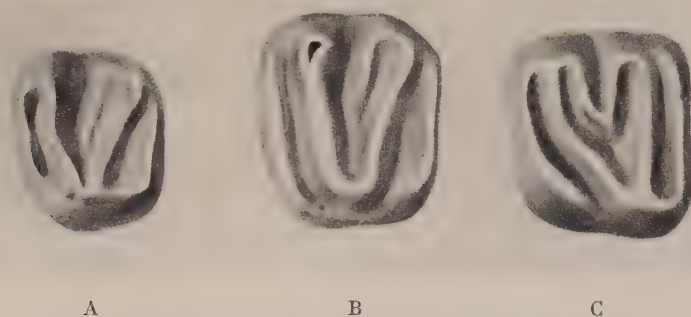


Fig. 40. — Molaires supérieures gauches de Myoxidés tertiaires.

A, *Gliravus priscus* Stehlin et Schaub, étage ludien ; B, *Gliravus majori* Stehlin et Schaub, Quercy ; C, *Peridymomys murinus* Pomel, étage aquitainien.

Gliravus, dont les molaires supérieures sont nettement trigonodontes. Un V sans aucune trace de conules et deux bourrelets basaux, antérieur et postérieur, sont les éléments principaux de la couronne (fig. 40). Au milieu du V on observe une crête à peine accusée, l'ébauche d'un mésolophe qui, dans les formes évoluées, jouera un rôle plus important. Le relief de cette couronne est très bas, comparable à un cachet, et restera un caractère typique de presque tous les Myoxidés.

Les molaires inférieures des *Gliroidea* sont caractérisées par la présence des trois tubercules externes qui se sont développés, dans la plupart des genres, d'une façon équivalente. C'est le genre *Gliravus* (fig. 41) qui nous apprend que celui du milieu a été ajouté au plan trigonodonte et n'est autre chose que le mésocône qui donne naissance à une crête transversale encore très faible dans

la forme éocène, mais développée en crête principale chez les formes évoluées.

Malgré leur petit nombre, les *Gliroidea* forment une branche indépendante des Simplicidentés. Ils se sont engagés dans une voie d'évolution odontologique qui n'a aucune analogie parmi les autres groupes de l'ordre. Dans le système des Simplicidentés, ils avaient trouvé leur place, avec les *Dipodoidea* et les *Muroidea*,

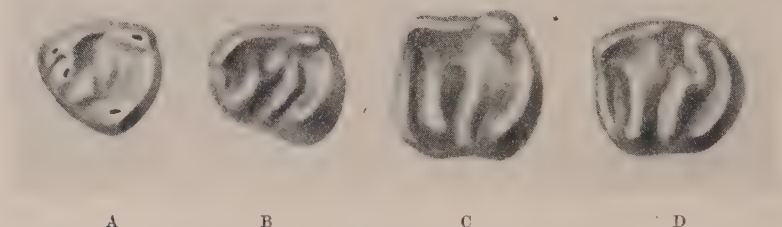


Fig. 41. — *Gliravus priscus* Stehlin et Schaub. Dents jugales inférieures gauches. Étage ludien.
A, dent lactéale ; B, prémolaire ; C, D, molaires.

dans le sous-ordre des Myomorphes. Il est vrai que tous ces « Myomorphes » dérivent du plan primordial trigonodonte, mais c'est le seul caractère odontologique qui les rattache. Déjà les premières modifications du plan trigonodonte sont à l'encontre de l'idée des relations plus étroites entre les trois groupes. Le sous-ordre des « Myomorphes » est en train de se dissoudre, comme d'ailleurs celui des *Sciuromorpha*.

Les *Dipodoidea* et leurs relations au point de vue odontologique.

Les *Gliroidea* sont entièrement isolés des *Muroidea*, tandis que les *Dipodoidea* le sont un peu moins. Le genre *Sicista* et son congénère fossile, *Plesiosminthus*,

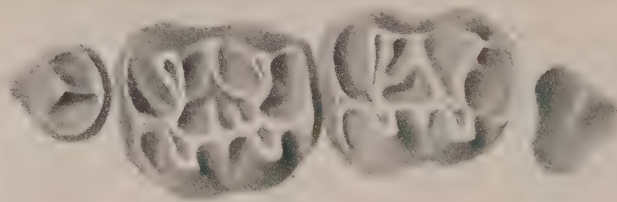


Fig. 42. — *Sicista montana* Méhely. Magdalénien. Prémolaire et deux molaires supérieures gauches d'une « souris de bouleau ».

possèdent une structure cricétodontide (fig. 42 et 43). Il ne s'agit pas là du plan *Theridomys*, parce que l'avant-dernier anticlinal des molaires supérieures est

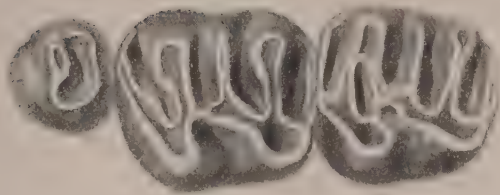


Fig. 43. — *Plesiosminthus myarion* Schaub. Étage aquitainien. Prémolaire et deux molaires supérieures gauches.

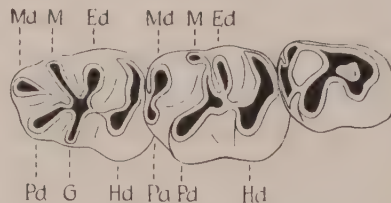


Fig. 44. — *Protalactaga grabau* Young. Molaires supérieures gauches d'une gerboise de l'étage pontien.

transversal et, dans la partie antérieure de la couronne, il y a un anticlinal de trop. Mais ces formes primitives nous apprennent que le point de départ de la super-

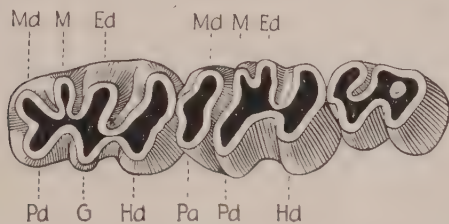


Fig. 45. — *Allactaga euphratica* Thomas. Molaires supérieures d'une gerboise récente.

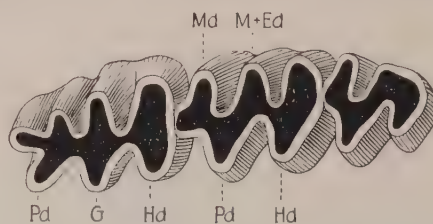


Fig. 46. — *Alactagulus pumilio* Kerr. Molaires supérieures d'une gerboise récente.

famille des *Dipodoidea* n'est trop loin ni de celui de *Theridomys*, ni de celui des *Cricetinae*. C'est un vieux groupe qui modifie la structure de ses molaires, d'une manière indépendante, soit par complication, soit par simplification.

Chez certains Dipodidés qui se groupent autour du genre *Allactaga*, on observe une curieuse opposition entre la première et la deuxième molaire inférieure. C'est une modification du mésoconide qui ne se trouve pas ailleurs. Dans la deuxième et la troisième molaire, ce petit tubercule joue à peine un rôle, mais, dans la première, il porte une crête labiale (fig. 44 G), qui, chez *Allactaga* et *Alactagulus*, s'est déve-

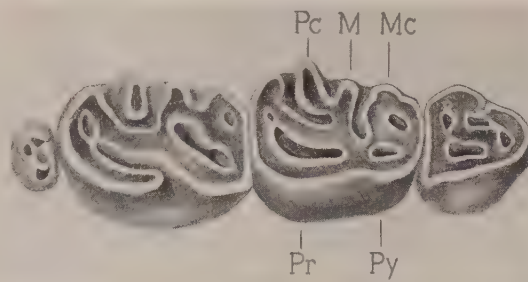
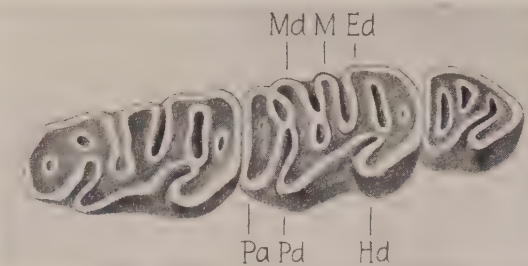


Fig. 47. — *Zapus hudsonius* Zimmermann. Dents jugales supérieures et inférieures d'une « souris kangourou » récente.



loppée en forme de prisme externe qui s'intercale entre l'hypoconide et le protoconide en imitant la forme que possède ce dernier dans la deuxième molaire (fig. 45 et 46).

La simplification des molaires peut, comme par exemple chez *Jaculus*, même surpasser celle d'*Alactagulus*. D'autres Dipodidés, comme *Zapus*, nous surprennent par une complication inattendue (fig. 47) qui se manifeste par une augmentation du nombre des anticlinaux (six dans une molaire supérieure, sept dans une inférieure).

Le plan cricétin, voisin du plan structural des *Adelomys*.

Après avoir exclu du sous-ordre des « Myomorphes » les *Gliroidea* et les *Dipodoidea*, il ne reste que les *Muroidea*, dont il faut écarter deux familles, les *Rhizomyidæ* et les *Spalacidæ*, dérivées du plan *The-
ridomys*.

La structure la plus primitive parmi les *Muroidea* est celle des *Cricetodontinæ*, sous-famille éteinte des *Cricetinæ*. Elle fait son apparition en Europe, au Stampien, et s'éteint au Pontien. Pendant



Fig. 48. — *Paracricetodon spectabilis* Schlosser. Quercy. Molaires supérieures gauches.

cette période, elle joue le même rôle dans les faunes de notre Tertiaire que les *Hesperomyinæ* dans la faune récente du Nouveau Monde. Au cours du Pontien, les vrais Muridés la remplacent peu à peu dans la niche qu'elle occupait.

Les molaires supérieures des *Cricetodontinæ* primitifs (fig. 48) sont quadrangulaires comme celles des *Adelomys* évolués, mais la connexion primitive entre les deux tubercules internes est conservée, surtout dans la M_3 . Le sinus interne se comporte comme dans le stade C de la figure 17. Les tubercules externes sont reliés avec les internes par des crêtes plus ou moins transversales, mais, devant l'antérieure, il existe une crête accessoire, le « bras antérieur » du protocône. Il s'agit probablement du côté antérieur du trigone qui, chez les genres *Paracri-*

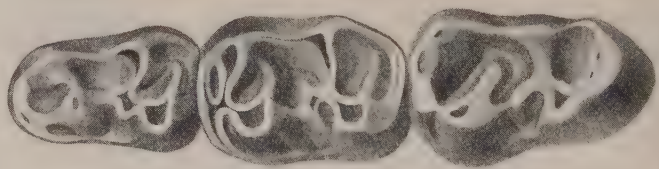


Fig. 49. — *Paracricetodon spectabilis* Schlosser. Quercy. Molaires inférieures gauches.

cetodon et *Heterocricetodon*, peut-être soudé au paracône. Cet élément a disparu entièrement chez les *Theridomys* et toutes les formes dérivées de leur plan structural. Aussi les molaires inférieures des *Cricetodontinae* sont-elles, comme les supérieures, plus compliquées que celles de *Theridomys-Trechomys* (fig. 49). Il est donc évident que le plan cricétin se présente comme une modification indépendante du plan primordial trigonodonte, moins simplifiée, plus riche en éléments.

Chez les *Cricetodon* modernisés, le bras antérieur du protocône ne se trouve qu'à la première molaire, derrière ce lobe antérieur qui remplace — fonctionnellement — la prémolaire perdue. En général, les crêtes transversales ont changé de direction. Au lieu d'être dirigées en avant, elles se tournent en arrière. La crête postérieure subit le même changement qui, chez *Theridomys*, s'est effectué déjà aux temps éocènes. Des modifications analogues changent l'aspect des molaires inférieures, dont les crêtes transversales se dirigent de plus en plus vers l'avant.

La trigonodontie des molaires « trisériales » des *Muridae*.

Une des structures les plus embarrassantes parmi les Simplicidentés est celle des Muridés. Étudiés sous l'aspect odontologique, ils forment une famille isolée. Le plan trigonodonte ou quadrituberculaire de leurs molaires est remplacé, à ce qu'il paraît, par un plan trisérial composé de trois rangées longitudinales de

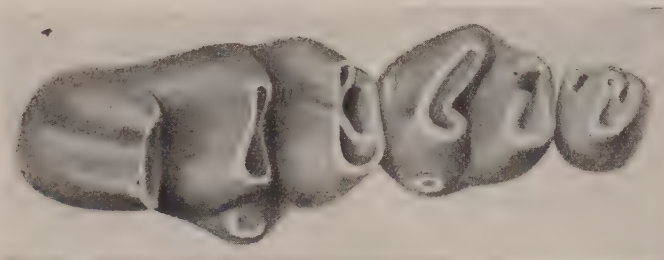


Fig. 50. — *Steatomys pratensis* Peters. Molaires supérieures gauches d'une souris africaine récente.

tubercules. Pour faciliter la description de ces dents, on a numéroté leurs tubercules en supposant que la première molaire, qui en possède le nombre le plus élevé, est typique, tandis que les autres sont plus ou moins réduites. Nous voici donc vis-à-vis d'un problème inquiétant. Il semble que les Muridés se soient distraits non seulement du plan trigonodonte, mais aussi de la règle valable pour tous les autres Myomorphes, c'est-à-dire que la seconde molaire est typique, tandis que la première est amplifiée en avant et la troisième réduite en arrière. Inutile de souligner qu'une telle interprétation n'est guère soutenable.

A cette première difficulté vient s'en joindre une seconde. Pour l'histoire des

Muridés, la paléontologie nous abandonne. Les premiers représentants de la famille font leur apparition en Europe, au Pontien. Ils commencent, à cette époque, à relayer les Cricétodontidés qui sont en train de disparaître. Or, dans la structure de leurs molaires, ils sont aussi modernisés que les formes récentes. Au

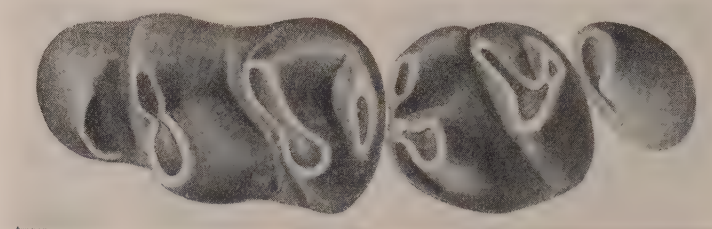


Fig. 51. — *Steatomys pratensis* Peters. Molaires inférieures d'une souris africaine récente.

Pliocène inférieur on trouve même le genre *Stephanomys*, dont les molaires atteignent une complexité qui ne se retrouve plus dans les genres quaternaires et récents.

Mais il est même plus paradoxal de voir que c'est parmi les Muridés récents

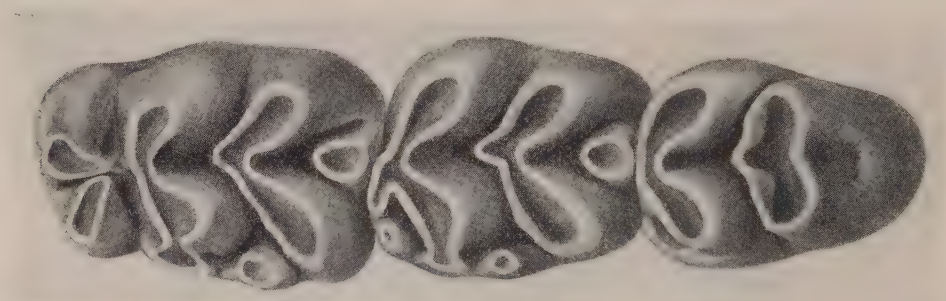


Fig. 52. — *Lenomys Meyeri* Jentink. Molaires inférieures d'un rat récent de Célèbes.

qu'on trouve un genre à molaires simples, évoquant une structure primitive. Chez *Steatomys* (fig. 50), les molaires sont restées quadrituberculaires et ne possèdent que des ébauches de cette troisième série de tubercles si gênante. *Steatomys* nous apprend que la rangée interne des molaires supérieures est composée d'éléments accessoires dont le développement varie selon les genres. Chez certaines formes, ils restent isolés; chez d'autres, ils sont soudés aux tubercules principaux.

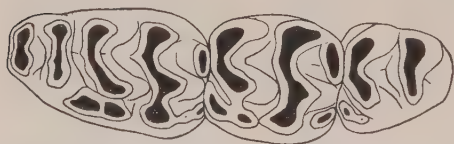


Fig. 53. — *Insulæmus calamianensis* Taylor. Molaires inférieures gauches d'un rat récent des Philippines.

Cette solution du problème est corroborée par la structure des molaires inférieures où nous trouvons, moins développée que dans les supérieures, une rangée

de tubercules accessoires. En opposition aux molaires supérieures, elle est située sur le bord externe des dents inférieures. En corrélation avec le faible dévelop-

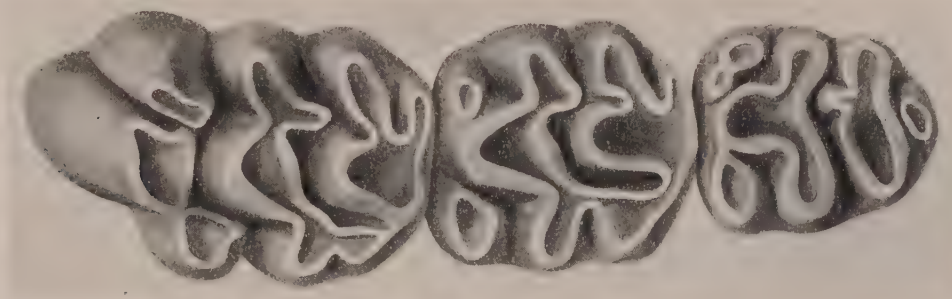


Fig. 54. — *Lenomys meyeri* Jentink. Molaires supérieures gauches d'un rat récent de Célèbes.

pement des tubercules accessoires des molaires maxillaires chez *Steatomys*, elle n'existe pas dans les molaires mandibulaires de cette forme (fig. 51). *Lenomys*

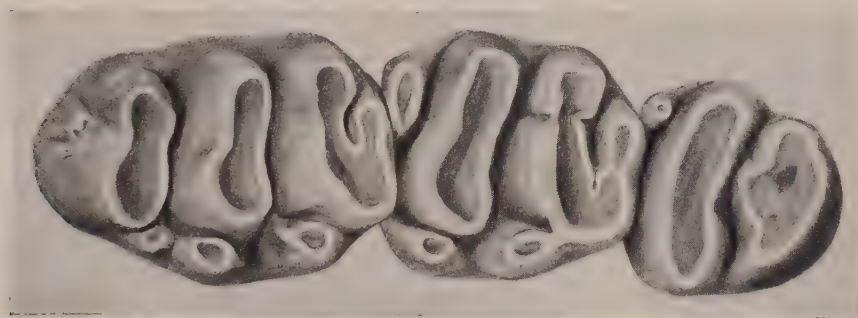


Fig. 55. — *Cricetomys gambianus* Waterhouse. Molaires supérieures gauches du « rat Hamster » africain.

est un genre aux tubercules accessoires inférieurs faiblement développés (fig. 52), tandis que, chez *Insulæmus* (fig. 53), ils ont atteint, exceptionnellement, une grandeur maximale.

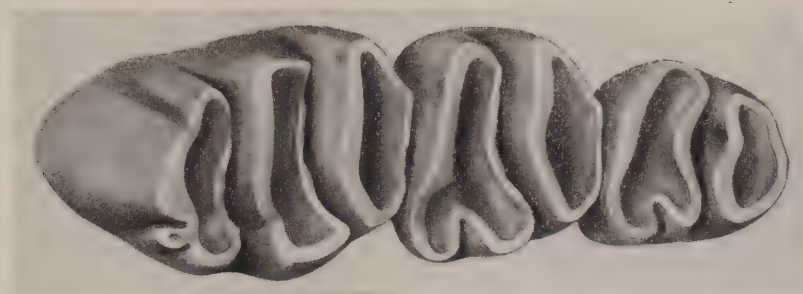


Fig. 56. — *Bandicota indica setifera* Horsfield. Molaires supérieures gauches d'un rat de peste.

Certaines formes, comme *Ænomys* ou *Lenomys* (fig. 54), aux tubercules accessoires des molaires supérieures bien développées, possèdent un arrangement des tubercules en forme de guirlandes. Leurs molaires sont devenues « stéphano-dontes ». Un autre arrangement est celui qui tend à former des lamelles trans-

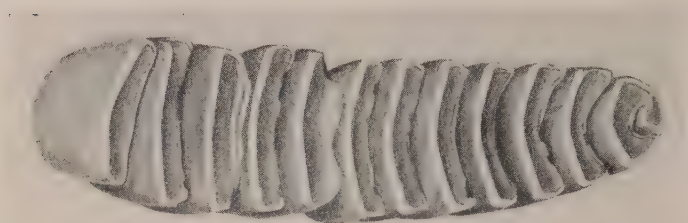


Fig. 57. — *Otomys tropicalis elgonis* Wroughton. Molaires supérieures gauches d'un rat africain récent.

versales. Chez *Cricetomys* (fig. 55), les tubercules accessoires sont restés isolés ; chez *Bandicota* (fig. 56), ils sont compris dans les lamelles.

Une structure extrêmement spécialisée est celle des *Otomys*. Les molaires sont composées, comme chez les Éléphants, de lamelles

étroites. Leurs tubercules ont perdu leur individualité, et aucune trace de la structure trisériale ne persiste (fig. 57). Mais il s'agit sans doute là d'une spécialisation du plan trisérial. Le même résultat, mais développé sur une autre base, se trouve aussi chez *Eliurus*, Muridé malgache. Chez le muscardin, l'histoire de ces lamelles qui restent, il est vrai, très basses, est entièrement différente de ce qu'on observe chez les dents lamellées des Myomorphes. D'autres exemples, d'une structure analogue, se rencontrent chez les Hystricomorphes, par exemple chez le Capybara (fig. 1).

*
* *

Nous venons de passer en revue quelques-unes des métamorphoses du plan structural des molaires des Simplicidentés. Ce n'est qu'un seul organe que nous avons envisagé, et, pourtant, j'en ai tiré des conclusions qui vont à l'encontre de ce qu'on croyait stable dans le système des Rongeurs. Au premier abord, on dirait que c'est trop hardi. Mais les caractères odontologiques ont une importance spéciale. Mis à part le fait qu'un grand nombre de formes ne sont connues que par des dents, la structure de celles-ci nous fournit les meilleurs moyens pour l'étude de l'évolution. Cuvier a constaté, il y a plus d'un siècle, que « les dents sont la partie du squelette qui se conserve le mieux et donne les caractères les plus constants ». A maintes reprises, elles ont soutenu l'épreuve, et leur témoignage ne peut plus être mis en doute, après qu'elles nous ont aussi enseigné les tendances évolutives mieux que tout autre organe.

Mais, pour terminer cet aperçu odontologique, il convient de se rappeler un autre problème. Quel est le sens de toute cette diversité dans les structures des dents jugales ? Est-il possible d'expliquer pourquoi les molaires de tel et tel groupe ont emprunté telle et telle voie d'évolution ?

Certains naturalistes ont été bien modestes. Ils pensaient que les variétés des

structures odontologiques étaient dues aux différents modes de mastication et cherchaient leurs causes dans les changements de l'appareil zygo-massétérique, c'est-à-dire de la structure des muscles masticateurs et des parties du crâne qui leur servent comme points d'insertion. D'après eux, ce serait la fonction qui modèlerait les dents. Mais ils sont les victimes d'une vieille erreur. Entre fonction et organe, il n'y a pas de rapport causal malgré les innombrables tentatives et recherches qui ont été faites pour savoir si la fonction crée l'organe, ou si l'organe crée la fonction.

D'autres se contentent de voir, dans la diversité des structures en question, une adaptation au milieu et à la nourriture. Je suis de l'avis de M. Vandel : « Accoler l'étiquette « adaptative » à un organe ou à un fonctionnement déterminé ne correspond à aucune réalité. L'adaptation, c'est l'organisation elle-même, ce n'est rien autre que le problème de la genèse de l'organisation envisagée sous l'aspect fonctionnel (1). »

Enfin, il y a la conception darwinienne : ce serait la sélection naturelle et la concurrence vitale qui auraient créé cette multitude de structures, la sélection disposant d'une somme innombrable de variations dues au caprice du hasard.

J'espère que cette étude sur les métamorphoses odontologiques des Rongeurs simplicidentés a démontré l'insuffisance de toutes ces tentatives. Les modifications évolutives de la structure des molaires ne dépendent pas de facteurs extérieurs qui ne permettent à l'organisme que de jouer un rôle plus ou moins passif. « C'est dans l'activité qu'il faut repérer l'énigme de la vie (2). » C'est à cette activité que les structures des molaires doivent leurs modifications. Mais il est inadmissible que la nature de ces variations produites par l'organisme lui-même soit due au hasard. Il s'agit là de projets, de directions de développement prédestinées, savoir de potentialités qui s'actualisent. Dans les cas où nous avons repéré ces tendances, nous constatons qu'elles se réalisent tantôt plus tôt, tantôt plus tard. Nous sommes à même de pouvoir prédire ce qui se passera dans l'avenir. Mais il faut se garder de n'y voir autre chose que l'écoulement mécanique de ces actualisations. Celles-ci ne représentent pas l'évolution entière : il y a en plus des qualités nouvelles qui émergent. Dans les métamorphoses des structures que nous venons de passer en revue, il se manifeste l'invention créatrice.

Sans cette notion, nous ne comprendrons jamais ce qui est essentiel dans l'évolution. Mais j'admets volontiers que nous y sommes arrivés à la limite d'une considération objective, purement scientifique. Je cite encore une fois M. Vandel : « L'évolution a des prolongements métaphysiques que nous ne pouvons ignorer. »

(1) ALBERT VANDEL, *L'Homme et l'Évolution* (L'Avenir de la Science, Paris, 1949).

(2) GUSTAV VON BUNGE, *Vitalismus und Mechanismus*, Leipzig, 1886.

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE. — 1953

CLASSIFICATION DES TRILOBITES

PAR

PIERRE HUPÉ

Assistant à la Faculté des Sciences de Paris

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

120, Boulevard Saint-Germain, 120

CLASSIFICATION DES TRILOBITES

PAR
Pierre HUPÉ

GÉNÉRALITÉS

I. — HISTORIQUE

INTRODUCTION. — Depuis l'époque où, dans son *Histoire naturelle des Crustacés fossiles*, Alexandre Brongniart donnait la première classification des

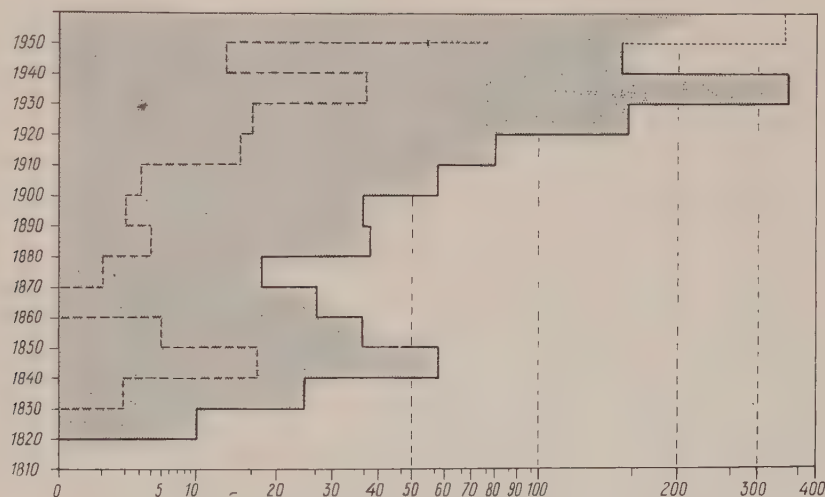


Fig. 1. — Courbe de création des genres et des familles de Trilobites.

Trait plein, genres; trait discontinu, familles. En abscisses, nombre de genres ou de familles (échelle logarithmique); en ordonnées, dates.

Trilobites — 22 espèces groupées en 5 genres, — le nombre de genres et de familles s'est accru dans d'énormes proportions (fig. 1).

Une première période, qui va du début du ^{xix}e siècle jusque vers les années 1870-1880, correspond, en gros, à la prospection du continent européen. Après

un certain déclin, la paléontologie des Trilobites connaît un nouvel essor dès que l'exploration du continent américain, celle du continent asiatique et de l'Australie, offrent un nouveau champ d'action aux géologues.

La deuxième guerre mondiale se traduit par un temps d'arrêt, mais la courbe reprend dès maintenant son allure d'avant guerre, et le nombre de genres identifiés continue de croître suivant une loi exponentielle (fig. 2). Le fera-t-il longtemps ? Il est à craindre que, l'étude des deux Amériques, de l'Afrique du Nord, des immenses espaces sibériens, asiatiques et australiens une fois achevée, la courbe ne rétrocede comme elle le fit après l'exploration de la vieille Europe.

Cette perspective, assez alarmante au premier abord, ne doit pas inciter au pessimisme. C'est en effet, comme nous le verrons, dans les moissons de ces dernières années que se sont rencontrées les formes les plus significatives en ce qui concerne l'évolution du groupe. Il est d'autre part certain que, dès le moment où la recherche, cessant d'être extensive comme elle le fut de préférence jusqu'ici — et surtout orientée vers des résultats purement faunistiques et stratigraphiques, — s'orientera vers une analyse plus biologique des formes individuelles, de leurs rapports réciproques, et surtout vers les études d'ontogénèses qui n'en sont qu'à leurs débuts, des lueurs inattendues viendront éclairer maint problème encore obscur de l'évolution et de la classification.

Les tentatives faites dans la première moitié du siècle dernier pour introduire un ordre logique dans ce qui constitue aujourd'hui la classe des Trilobites sont de valeur inégale et, sauf en ce qui concerne les groupements des genres en familles dans quelques-unes des dernières en date — en particulier celle de J. Barrande, — elles ne présentent plus qu'un intérêt historique (1).

Il faut attendre la fin du siècle (1897) pour voir paraître, sous la plume de Charles Emerson Beecher, l'esquisse d'une classification générale qui, bien que devant beaucoup à celles de H. F. Emmrich (1839) et de J. W. Salter (1864 *b*), n'en présente pas moins sur elles la très grande supériorité de vouloir s'établir sur des considérations d'ordre biologique. Imprégnée de l'idée hœckelienne de récapitulation (2) — et n'embrassant, on l'oublie trop, qu'à peine plus de deux cents genres, les seuls connus à l'époque, — cette classification suscita, dès sa parution, des critiques (J. F. Pompeckj, 1898) qui se multiplièrent par la suite

(1) On trouvera une analyse des classifications antérieures à 1852 dans l'ouvrage de J. Barrande (1852) sur le Système silurien du Centre de la Bohême. Pour les autres, voir C. E. Beecher (1897). Ces classifications sont dues à A. Brongniart (1822), F. A. Quenstedt (1837), H. F. Emmrich (1839, 1845), A. Milne Edwards (1840), A. Goldfuss (1843), H. Burmeister (1843), A. J. C. Corda (*in* Hawle et Corda, 1847), F. McCoy (1850), J. Barrande (1852), J. W. Salter (1864 *b*), E. J. Chapman (1889), E. Hæckel (1896).

(2) G. F. Matthew (1888 *b*, 1889) semble avoir appliqué, le premier, la loi biogénétique fondamentale de Hæckel aux Trilobites. Il admet que les stades ontogéniques représentent des stades phylogéniques, autrement dit que la larve des formes évoluées ressemble aux adultes des ancêtres. Il établit sur cette base, pour les Trilobites cambriens, la série évolutive suivante : *Agnostus*, *Microdiscus*, *Conocoryphidæ*, *Ellipsocephalus*, *Ptychoparidæ*, *Paradoxidæ*.

(G. Gürich, 1907 ; P. Lake, 1907 ; O. Jaekel, 1909 ; H. Woods, 1909 ; G. F. Pompeckj, 1912 ; H. H. Swinnerton, 1915, 1919 ; C. Poulsen, 1927, 1934 ; C. J. Stubblefield, 1936 ; L. Störmer, 1942...). Mais c'est d'elle que dérivent, en définitive, la plupart des classifications actuellement en usage ; on la retrouve encore, à peine corrigée, dans le *Traité de Zoologie français* (L. Störmer, 1949). Il semble néanmoins qu'elle doit être maintenant abandonnée. Son fondement — la loi biogénétique de Hæckel — est fortement ébranlé par les découvertes récentes et doit être étayé par d'autres notions, en particulier celle de néoténie, brillamment introduite dans la paléontologie des Trilobites par C. J. Stubblefield (1936) et dont les possibilités explicatives sont loin d'être encore toutes explorées. L'introduction de ces notions nouvelles conduit finalement à un schéma évolutif très différent de celui qu'avait conçu C. E. Beecher, et beaucoup plus nuancé.

La classification de C. E. Beecher, surtout avec les correctifs que lui a apportés H. H. Swinnerton (1915, 1919), mérite pourtant encore une analyse détaillée, ne serait-ce que pour mieux asseoir une classification nouvelle, plus adaptée aux connaissances actuelles. C'est par cette analyse que nous allons commencer.

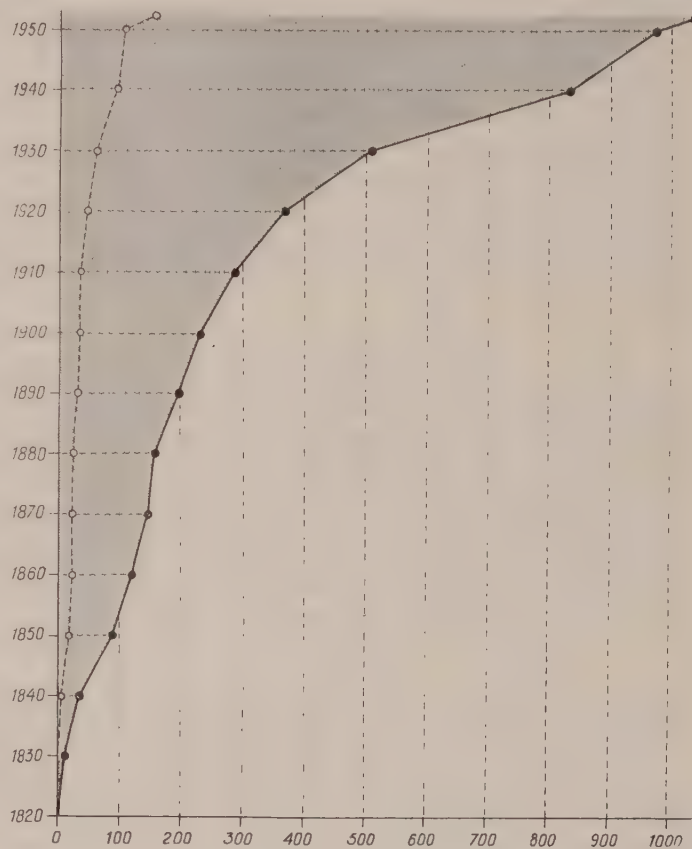


Fig. 2. — Courbe cumulative du nombre de genres et de familles de Trilobites.

Trait plein, genres ; trait interrompu, familles ; abscisses, nombre de genres et de familles ; ordonnées, dates.

LA CLASSIFICATION DE C. E. BEECHER

Principe de la classification (Hypoparia, Opistoparia, Proparia). — C. E. Beecher admet que la larve *protaspis* des Trilobites est un *phylembryon*, c'est-à-

dire que sa structure caractérise la classe entière. En examinant le développement des Trilobites primitifs à partir de ce phylembryon, C. E. Beecher pense pouvoir, à la lumière de la loi de récapitulation, en déduire le sens de l'évolution du groupe entier et tracer l'« Esquisse d'une classification naturelle des Trilobites ».

Les structures les plus significatives lui semblent être, chez la larve, les joues libres, qui portent les yeux. Comme, selon lui, les joues libres se trouvent localisées à la face ventrale « dans les premiers stades larvaires de tous les Trilobites, sauf les plus élevés, et comme c'est un caractère d'adulte dans un certain nombre de genres qui, pour d'autres raisons, sont très primitifs, ce caractère doit être généralement considéré comme indiquant un rang très bas ». Partant de ce principe, C. E. Beecher distingue trois ordres qui sont — pense-t-il, — en allant du plus primitif au plus évolué :

I. L'ordre des *Hypoparia* (de ὑπό, dessous, et παρειά, joue), caractérisé par des joues libres formant une plaque ventrale, marginale, continue, qui, chez certaines formes, peut s'étendre sur le côté dorsal dans la région des angles géniaux. Corrélativement, la suture est ventrale, marginale ou submarginale. Les yeux composés pairs sont absents, mais des yeux simples peuvent s'observer sur chacune des joues fixes, soit isolés, soit par paires.

L'ordre des *Hypoparia* comprend les *Agnostidæ*, les *Harpeditæ* [*Harpidæ*] et les *Trinucleidæ* (1).

II. L'ordre des *Opistoparia* (de ὀπίσθεν, en arrière, et παρειά, joue) montre des joues libres généralement séparées et portant toujours les angles géniaux. A la partie postérieure du céphalon, les sutures partent de points situés entre les angles géniaux et les sillons dorsaux ; elles coupent le bord antérieur séparément, ou se réunissent parfois en avant de la glabellle. Il existe sur les joues libres des yeux holochroaux bien développés, sauf dans les familles les plus primitives.

L'ordre des *Opistoparia* inclut les familles suivantes : *Conocoryphidæ*, *Olenidæ*, *Proetidæ*, *Bronteidæ*, *Lichadidæ* et *Acidaspidæ* (2).

La famille des *Conocoryphidæ* doit être placée à la base de cet ordre, car, d'une part, la larve à deux segments thoraciques de *Sao* a une structure céphalique qui, selon C. E. Beecher, correspond, pour l'essentiel, à celle d'*Atops* et *Conocoryphe* et, d'autre part, le céphalon de la larve à huit segments thoraciques du même genre correspond étroitement aux têtes adultes de *Ptychoparia* et *Olenus*.

(1) Dans la terminologie de ce mémoire : les *Eodiscoidæ*, les *Agnostoidæ*, les *Harpidoidæ* et les *Trinucleoidæ*.

(2) Dans la terminologie de ce mémoire, les *Olenelloidæ*, les *Redlichoidæ*, les *Corynexochoidæ*, les *Agrauloidæ*, les *Parasolenopleuroidæ*, les *Ptychoparioidæ*, les *Solenopleuroidæ*, les *Asaphiscoidæ*, les *Olenoidæ*, les *Dikelocephaloidæ*, les *Asaphoidæ*, les *Scutelloidæ*, les *Lichadoidæ*, les *Telephoidæ* et les *Odontopleuroidæ*.

III. L'ordre des *Proparia* (de πρό, en avant, et πρᾶν, joue), le plus évolué, se caractérise par des joues libres qui ne portent pas les angles géniaux. Les sutures faciales partent des bords latéraux du céphalon, en avant des angles géniaux ; elles coupent le bord antérieur séparément, ou se réunissent en avant de la glabelle. Les yeux composés pairs sont peu développés, parfois absents dans les familles les plus primitives ; ils sont bien développés et schizochroaux chez les autres.

L'ordre des *Proparia* comprend les familles suivantes : *Encrinuridæ*, *Calymenidæ*, *Cheiruridæ* et *Phacopidæ* (1).

Les *Encrinuridæ* comportant des genres aveugles, comme *Areia*, *Dindymene*, *Placoparia*, qui rappellent les *Conocoryphidæ*, il en résulte, pour les raisons invoquées à propos de ces derniers, que les *Encrinuridæ* doivent être placés à la base de l'ordre des *Proparia*.

Critique de l'ordre des Hypoparia. — Cet ordre est encore admis par P.-E. Raymond (1913 c) dans le *Traité* d'Eastman-Zittel et par L. Störmer (1942, 1949) dans le *Traité de Zoologie français*, avec un contenu à peu près identique à celui que lui accordait C. E. Beecher. C. Poulsen (1927) lui adjoint les *Conocoryphidæ*.

Nous allons examiner brièvement ce que deviennent, à la lumière des découvertes récentes, et dans le cadre même des désignations de C. E. Beecher (*Hypoparia*, *Opistoparia*, *Proparia*), les tenants de son ordre des *Hypoparia*.

1° CAS DES AGNOSTIDES ET DES EODISCIDES. — J. F. Pompeckj, dès 1898 et 1903, ne pensait pas que les affinités soient suffisantes entre le genre *Agnostus* et le genre *Harpes* pour autoriser leur classement dans un ordre naturel unique : c'est l'évidence même (comparer à cet égard la figure 44 et la figure 240). L'existence, chez les Agnostides, d'une suture marginale n'a d'ailleurs jamais été démontrée.

En outre, deux faits très importants sont venus modifier l'idée que l'on pouvait se faire de la position systématique des Agnostides et des Eodiscides. C'est, d'une part, la découverte par C. D. Walcott (1916) du genre *Pagetia* (fig. 41), Eodiscide oculé à suture propariale et, d'autre part, l'identification par A. H. Westergård (1946) du genre *Aulacodiscus* (fig. 42), qui, par les caractères généraux du céphalon et du pygidium, serait à ranger avec les Agnostides, mais montre sur les joues des tubercules oculaires et des crêtes oculaires, et rappelle de ce fait *Pagetia* — dont il possède d'ailleurs les *rugæ* ornementales — et les nombreux autres Eodiscides, oculés et *proparia*, décrits depuis.

Il résulte de ces deux observations, d'une part, que la suture des Eodiscides,

(1) Dans la terminologie de ce mémoire : les *Calymenoidæ*, les *Phacopoidæ* et les *Cheiruroidæ*.

lorsqu'elle est incontestable, est de type *proparia* et, d'autre part, qu'il existe des passages entre les Eodiscides et les Agnostides. Si l'on tient à conserver, comme le fait L. Störmer (1949), les cadres majeurs de la systématique de C. E. Beecher, il n'y a donc aucune raison sérieuse pour considérer, avec cet auteur, les Agnostides comme une superfamille des *Hypoparia*, et les Eodiscides comme une superfamille des *Proparia*. A moins d'admettre — L. Störmer ne se prononce pas sur ce point — que ces deux superfamilles représentent, la première, la souche des *Hypoparia*, la seconde, celle des *Proparia*. Mais une telle opinion serait contredite par la stratigraphie. Les Eodiscides sont en effet précédés, et de loin, par des *Opistoparia*, typiques (*Redlichioideæ*) ou spéciaux (*Olenelloideæ*), dans la série du Cambrien

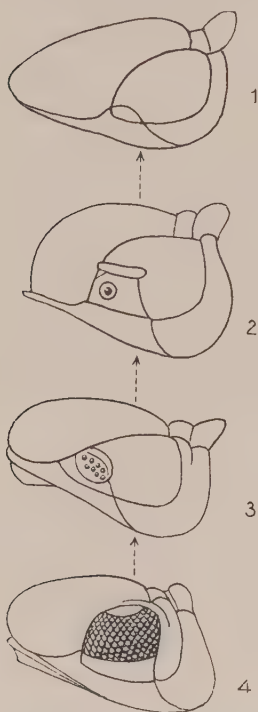


Fig. 3. — Régression de l'œil chez les *Phacopidae*.

1, *Phacops secundus* Barrois; 2, *Cryphops cryptophthalmus* (Emmrich); 3, *Nephrops incisus* (Römer); 4, *Trimeroccephalus mastophthalmus* Richter. En partie d'après R. et E. Richter.

inférieur qui semble la plus complète, celle du Maroc (P. Hupé, 1952 b). Le nombre des Eodiscides oculés du Cambrien inférieur (*Alemtoia*, *Cobboldia*, *Delgadoia*, *Hebediscus*, *Pagetia*, *Pagetides*, *Pagetina*, *Triangulaspis*), comparé à celui des Agnostides de la même époque (un ou deux genres), montre, d'autre part, que, contrairement à l'opinion de P.-E. Raymond (1917), les premiers ont précédé les seconds. La cécité et l'absence de suture faciale chez les Agnostides sont donc des phénomènes secondaires.

Il n'est pas impossible, d'autre part, que certains Eodiscides anciens (*Hebediscus*) soient à placer parmi les *Opistoparia* (P. Hupé, 1952 b).

2° CAS DE *Harpes* ET *Trinucleus*. — D'importantes découvertes, faites après le travail de C. E. Beecher, permettent de se faire une idée plus exacte des rapports de ces deux types morphologiques avec l'ensemble des autres Trilobites.

C'est, d'abord l'assimilation des yeux rudimentaires de *Harpes* (et des *Trinucleidae*) aux yeux pairs des Trilobites oculés normaux. On sait, en effet, depuis les travaux de R. et E. Richter (1926) sur les *Phacopidae* dévoniens, que, chez ces derniers, l'œil schizochroal tend à régresser et que chaque surface visuelle finit par n'avoir plus que quelques lentilles, puis deux, comme chez les *Harpidae*, ou aucune, comme chez la plupart des *Trinucleidae* (fig. 3). L'œil des

Harpidae ne représente donc pas un cas singulier, mais résulte d'une évolution objectivement démontrée ailleurs.

Une deuxième série d'observations, d'importance capitale, a été faite dans ces dernières années, par F. Rasetti surtout (1945 c, 1948 b, 1952 b), et R. J. Röss (1951 a).

F. Rasetti a mis en évidence, de façon indiscutable, dans un petit phylum comprenant les genres *Loganopeltoides* et *Loganopeltis* (fig. 4), le passage des Trilobites pourvus d'une suture faciale à des formes à suture uniquement marginale qui eussent été rangées par C. E. Beecher parmi les *Hypoparia*. Chez

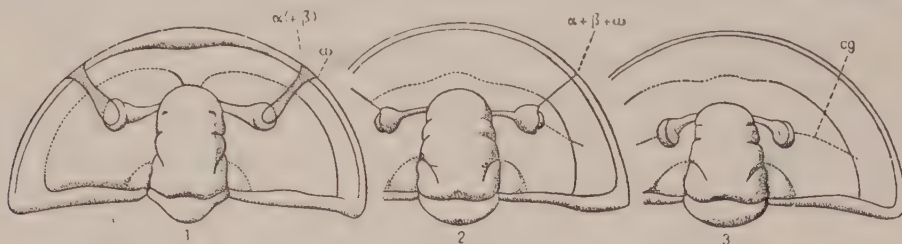


Fig. 4. — Évolution de la suture faciale chez les *Loganopeltidæ*.

1, *Loganopeltoides kindlei* Rasetti, Potsdamien, Terre-Neuve ($\times 6$); 2, *Loganopeltoides zenkeri* Billings, Potsdamien, Québec ($\times 4$); 3, *Loganopeltis depressa* Rasetti, Tremadoc, Québec ($\times 2,7$).

α , ω , extrémités de la portion faciale de la suture; β , point d'inflexion de la suture faciale, confondu avec α en 1, avec α et ω en 2; cg, crête génale (schématisé d'après F. Rasetti).

Loganopeltoides kindlei Rasetti du Cambrien supérieur de Terre-Neuve, les sutures préoculaires et postoculaires, bien que très rapprochées, laissent encore la place à une étroite bande dorsale dépendant de la joue libre. Chez *Loganopeltoides zenkeri* (Billings), les deux sutures se sont réunies en une seule et la portion dorsale de la joue libre est devenue virtuelle. Enfin, chez *Loganopeltis depressa* Rasetti de l'Ordovicien basal, toute trace de suture dorsale a disparu et le céphalon possède seulement une suture marginale qui n'est donc qu'un vestige d'une suture faciale véritable.

Dans les genres *Entomaspis* Ulrich (fig. 8 C) et *Hypothetica* Ross (fig. 5), la joue libre est pincée entre les deux sutures pré- et postoculaires et n'est réunie à la pointe génale que par un étroit pédoncule. F. Rasetti (1952 b)

pense, très raisonnablement, qu'*Entomaspis* est sur la ligne évolutive des *Trinucleidæ* ou à son voisinage immédiat et que, ainsi qu'*Hypothetica*, il est en voie de devenir un Trilobite « hypoparia ». De son côté, *Loganopeltoides*, par sa transformation en *Loganopeltis*, a pris les caractères d'un « hypoparia » véritable, apparenté à *Harpides* Beyrich, que C. E. Beecher plaçait parmi les *Harpidæ*.

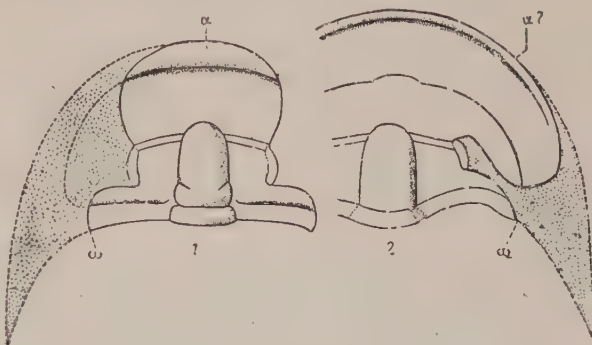


Fig. 5. — Évolution de la suture faciale chez les *Amechilidæ*.

1, *Amechilus palaora* Ross, Ordovicien inférieur, zone E, Utah ($\times 15$); 2, *Hypothetica rawi* Ross, Ordovicien inférieur, zone F, Utah ($\times 20$); joues libres hypothétiques en grisé (schématisé d'après R. J. Ross).

3^o CAS D'*Ampyx*, *Raphiophorus* ET *Lonchodomas*. — C. E. Beecher plaçait parmi les *Trinucleidæ*, c'est-à-dire chez les *Hypoparia*, ces genres rattachés aujourd'hui à la famille des *Raphiophoridae*. Leur suture est en réalité dorsale et supramarginale (fig. 6, 5, 6). On ne connaît pas actuellement de formes oculées

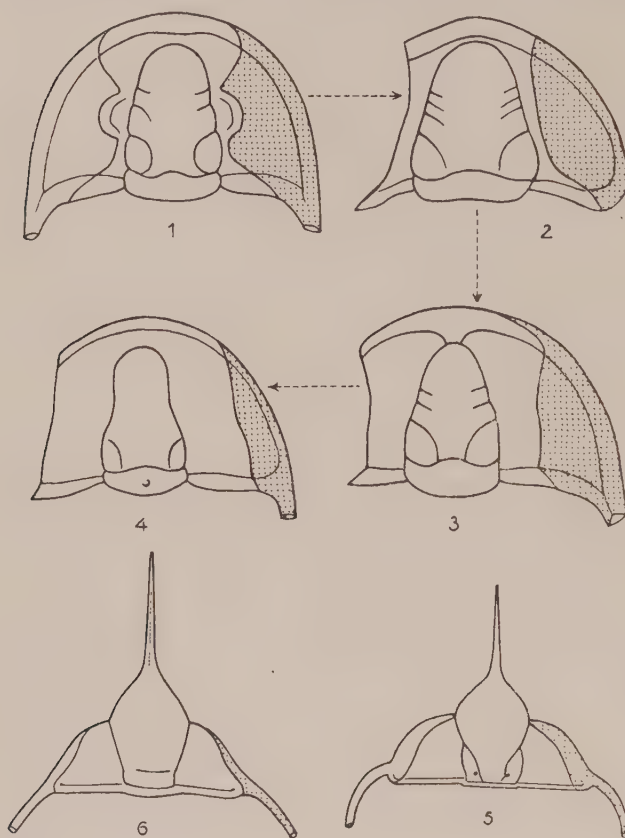


Fig. 6. — 1 à 4, Migration de la suture faciale chez les *Cyrtosymbolidæ* : 1, *Cyrtosymbola dillensis* (Drevermann) ; 2, *Carnicia carnica* R. Richter ; 3, *Palpebralia palpebralis* R. Richter ; 4, *Drevermannia pruvosti* R. et E. Richter.
5 et 6, Suture des *Raphiophoridae* : 5, *Raphiophorus rouaulti* (Barrande) ; 6, *Lonchodomas portlocki* (Barrande).
Joue libre en grisé.

qui puissent être considérées comme leurs ascendants directs. Il est néanmoins admis, sauf par P.-E. Raymond, qu'il s'agit d'*Opistoparia* dont les yeux auraient régressé et dont, corrélativement, la suture faciale aurait émigré vers le bord céphalique. Une telle migration, accompagnant la disparition des yeux, est bien connue depuis les travaux de R. Richter (1912, 1913) sur les *Proetoidæ* dévoniens (fig. 6, 1 à 4). Elle existe aussi chez les *Phacopidæ*, parmi les *Proparia* et les *Illænidæ* aveugles (*Illænus zeidleri* Barrande, *Illænus angelini* Holm, etc.), chez les *Opistoparia*.

Critique de l'ordre des *Opistoparia* et de l'ordre des *Proparia*.

1. POSITION SYSTÉMATIQUE DES *Conocoryphidæ*. — Il n'est plus possible actuelle-

ment de placer, sous prétexte qu'ils sont aveugles et pourvus d'une suture marginale, les *Conocoryphidæ* à la base de l'ordre des *Opistoparia*, que ces derniers soient considérés ou non comme un ordre à part. Tous les paléontologistes sont maintenant d'accord pour faire dériver les *Conocoryphidæ* de formes oculées (*Ptychopariidæ*, *Solenopleuridæ*, etc.). A ne considérer que la chronologie, les *Conocoryphidæ* sont, en effet, localisés dans le Cambrien moyen, et ils ont été précédés, au Cambrien inférieur, par des *Ptychoparioidæ* oculés pourvus d'une suture faciale normale. On connaît d'ailleurs un *Conocoryphide*, *Couloumanja pseudo-*

oculata (M. Thorol, 1946), de l'Acadien moyen ou supérieur, dont les joues portent encore des tubercules oculaires (fig. 114, 6). Sa position est, par rapport aux *Solenopleuridæ*, dont il dérive probablement, la même que celle d'*Aulacodiscus* par rapport aux Eodiscides. La persistance d'un lobe oculaire chez *Couloumania*, à la place habituelle de l'œil, semble infirmer l'assertion de C. J. Stubblefield (1936), à savoir que, chez les *Conocoryphidæ* comme chez les *Phacopidæ*, les sutures faciales auraient subi une migration vers le bord céphalique, corrélative de la cécité. L'acquisition d'une suture purement marginale chez les *Conocoryphidæ* s'est très probablement faite, au contraire, suivant le processus mis en évidence par F. Rasetti chez les *Loganopeltidæ*.

La petite famille aveugle des *Atopsidæ* (*Atops*, *Pseudatops*) est du Géorgien supérieur. C. E. Beecher la place parmi les *Conocoryphidæ* et lui assigne le même caractère primitif, mais elle dérive en fait probablement des *Protolenidæ*, où la tendance à la régression de l'œil a été récemment démontrée (P. Hupé, 1952 *b*).

2. POLYPHYLÉTISME DES *Proparia*. — D'une façon générale, l'hiatus qui, du temps de C. E. Beecher, séparait les *Proparia* des *Opistoparia* s'est peu à peu comblé, le nombre des premiers s'étant multiplié en même temps que leur signification phylogénique apparaissait plus clairement.

C. E. Beecher ne connaissait, comme *Proparia*, que les *Calymenidæ*, les *Cheiruridæ*, les *Encrinuridæ* et les *Phacopidæ*, c'est-à-dire les formes postcambriennes. On a décrit depuis des *Proparia* du Cambrien inférieur (les Eodiscides mentionnés plus haut, p. 8), du Cambrien moyen (*Burlingiidæ*) et supérieur (*Burlingiidæ*, *Ménomoniidæ*, *Norwoodidæ*). Ces formes sont très différentes les unes des autres et, comme le fait observer E. Warburg (1925), trop différentes aussi des *Proparia* post-cambriens pour être considérées comme leurs phylogéniteurs.

Il est, d'autre part, prouvé maintenant que *Proparia* et *Opistoparia* peuvent coexister au sein d'unités taxonomiques mineures incontestablement homogènes et naturelles. Tel est le cas de *Jujuyaspis*, petite forme à suture *Proparia* dans la famille des *Olenidæ* qui, sauf elle, ne comprend que des *Opistoparia* (T. Kobayashi, 1936 *b*). Tel est aussi le cas de *Crotalurus* et *Placoparia*, *Opistoparia* isolés au sein de la superfamille propariale des *Cheiruroidæ* (C. J. Stubblefield, 1936) (1).

3. ÉVOLUTION DES JOUES LIBRES. — Dans l'esprit de C. E. Beecher, les *Proparia* et les *Opistoparia* différaient essentiellement par le mode d'envahissement de la face dorsale du céphalon par les joues libres. Chez les *Opistoparia*, les joues libres « recoupent une partie plus ou moins importante des plèvres du

(1) On peut ajouter, entre autres, les genres *Opistoparia* *Bouleia* (fig. 224, 8) et *Cybeloides* (?) (fig. 236, 13), qui appartiennent respectivement aux *Phacopoidæ* et aux *Cheiruroidæ*, superfamilles typiquement propariales.

segment occipital ». Chez les *Proparia*, « les plèvres du segment occipital occupent la totalité de la base du céphalon et embrassent les angles géniaux ».

En ce qui concerne les *Opistoparia*, les études d'ontogénèses n'ont fait que vérifier l'opinion de C. E. Beecher, à cette réserve près que, la suture post-oculaire étant une limite intersegmentaire (1), elle ne recoupe jamais l'extrémité des plèvres du segment occipital. D'autre part, des observations de développements inconnus au temps de C. E. Beecher, en particulier chez *Peltura scarabæoides*

(C. Poulsen, 1923, fig. 16), démontrent la parfaite homologie des sutures postoculaires chez les *Opistoparia* et chez les *Proparia*, et la participation du segment occipital — ce qu'admettait C. E. Beecher — et des autres segments postoraux à l'édification des joues fixes. Mais on peut distinguer, à l'heure actuelle, deux autres types de joues libres, celle des *Olenellidæ* et celle des *Trilobites* à sutures cédariiformes.

Chez les *Olenellidæ*, formes du Cambrien inférieur, les

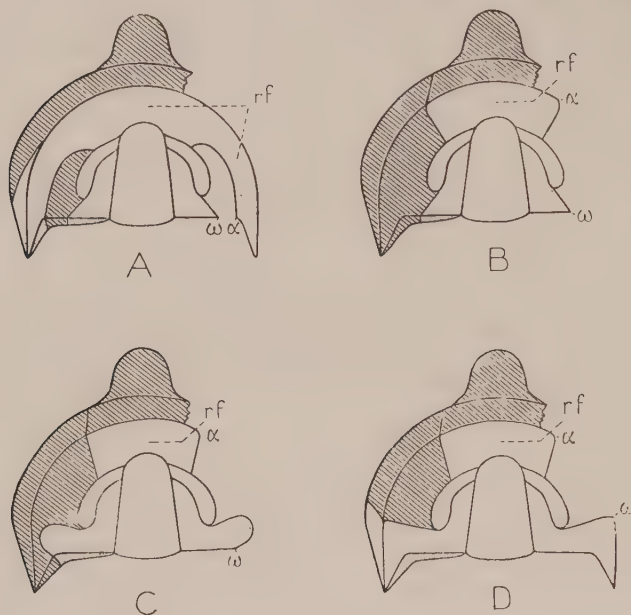


Fig. 7. — Schéma de l'extension du segment oculaire (hachuré) chez : A, les *Olenelloidæ* (type métaparial) ; B, chez les *Opistoparia* en général ; C, cas des sutures cédariiformes ; D, chez les *Proparia* en général.

La doublure est supposée rabattue vers l'extérieur et ramenée dans le plan de figure. ω , α , extrémités de la suture faciale ; rf, région frontale (en partie d'après P. Hupé, 1952 b).

lorsqu'une telle suture existe chez eux (*Daguinaspis* ; P. Hupé, 1952 b), elle longe le bord externe de la ligne oculaire postérieure, laquelle correspond à l'extrémité effilée des plèvres du segment A_1 . Elle a donc bien valeur de limite de segment. F. Raw (1953) s'oppose vivement à la conception classique que les joues libres dépendent d'un « segment oculaire ». Pour cet auteur, la suture faciale recoupe les plèvres des segments glabellaires, de sorte que la joue libre serait formée par la soudure des extrémités distales des plèvres de ces segments, tandis que leur extrémité proximale constituerait les fixigènes. Cette opinion mériterait une longue discussion. La principale objection à la théorie de F. Raw réside dans l'existence de lobes oculaires multipleuraux chez certains *Trilobites* géorgiens (fig. 46 ; 51, 1, 3, 4 ; 53 ; 70, 2, 5, 7 ; etc.), visiblement constitués par les plèvres des segments A_1 et *pnt*. Il en résulte que ces plèvres sont *parallèles* au tronçon oculaire de la suture faciale ; celle-ci ne les intersecte pas. Une autre objection, c'est que les yeux, chez *tous* Arthropodes, sont des formations acronales innervées par le *protocerebron* ; dans la théorie de F. Raw, au contraire, les yeux des *Trilobites*, par une anomalie singulière, participeraient de tous les segments glabellaires et d'eux uniquement (*loc. cit.*, fig. 5), c'est-à-dire qu'ils ne dépendraient pas de l'acron. Une troisième objection peut être formulée. Chez la jeune larve de tous les *Trilobites* non *redlichioïdes* (sauf les *Damesellidæ*), les yeux sont *antérieurs* (fig. 16, 17, 100, 107, 116, 137, 150, 151, 153, etc.), c'est-à-dire à leur place morphologique normale, près de l'acron ;

sutures faciales ankylosées (1) délimitent des joues « libres » très réduites (fig. 8 E), rappelant au premier abord celles d'*Hypotetica* (fig. 8 B) et d'*Entomaspis* (fig. 8 C). Mais, ici, les extrémités α et ω de chacune des sutures sont toutes deux situées entre l'angle génal et la glabelle (fig. 7 A). Par leur suture postoculaire, les *Olenellidæ* sont donc des *Opistoparia* — et c'est comme tels que les considérerait C. E. Beecher, — mais la pointe génale dépend chez eux de ce que j'ai appelé ailleurs (P. Hupé, 1953 c) la région frontale. On a donc affaire à un type nouveau, désigné par F. Raw (1925) sous le nom de métaparial.

Chez les *Cedariidæ* et les *Pilgrimiidæ* du Cambrien supérieur nord-américain, la suture postoculaire est transverse sur une grande partie de son tracé et, en l'absence des joues libres, elle pourrait passer pour propariale (fig. 7 C). Mais, lorsque les joues libres restent en connexion avec le cranium, on se

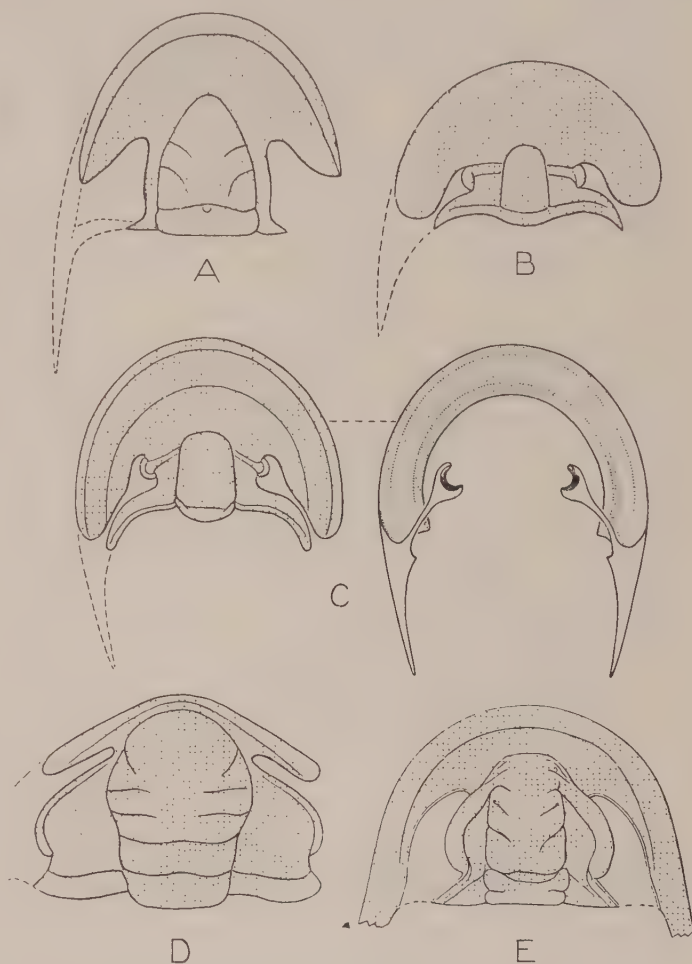


Fig. 8. — Trilobites à sutures préoculaires rétrodivergentes.

A, *Pteroparia columbella* Richter, Dévonien supérieur, Allemagne (schématisé d'après R. Richter, $\times 10$) ; B, *Hypotetica rawi* Ross, Ordovicien inférieur, Utah (schématisé d'après R. J. Ross, $\times 12$ environ) ; C, *Entomaspis radiatus* Ulrich, Cambrien supérieur, Missouri (schématisé d'après F. Rasetti, $\times 6$ environ) ; D, *Centropleura loveni* Angelin, Cambrien moyen, Andrarum (schématisé d'après A. H. Westergråd, $\times 3/4$) ; E, *Fallotaspis tazemmourtensis* Hupé, Cambrien inférieur, Maroc (d'après P. Hupé, $\times 1$).

ils peuvent se déplacer et s'agrandir par la suite, mais il s'agit d'une migration et d'une croissance simples, et non pas d'une adjonction à un œil antérieur d'autres « yeux » qui dépendraient de segments situés plus en arrière.

Au reste, si tel était le cas, la tératologie devrait montrer des yeux « dissociés », formés accidentellement par un chapelet de ces yeux que F. Raw considère comme agrégés ; ce qui n'a jamais été observé jusqu'ici. Même dans les cas de dégénérescence observés sur les yeux schizochroaux (fig. 3, par exemple), les lentilles visuelles restent toujours bien groupées.

(1) L'interprétation des lignes oculaires antérieures des *Olenellidæ* comme sutures préoculaires ankylosées n'est généralement pas admise. Mais des trouvailles récentes d'*Olenellidæ* spéciaux au Maroc conduisent à affirmer, sous réserve, la validité de cette homologie (P. Hupé, 1952 b ; voir p. 20).

rend compte que cette suture est en réalité opistopariale. C'est à ce type de suture que j'ai donné ailleurs (P. Hupé, 1953 c) le nom de pseudoproparial ou cédariiforme.

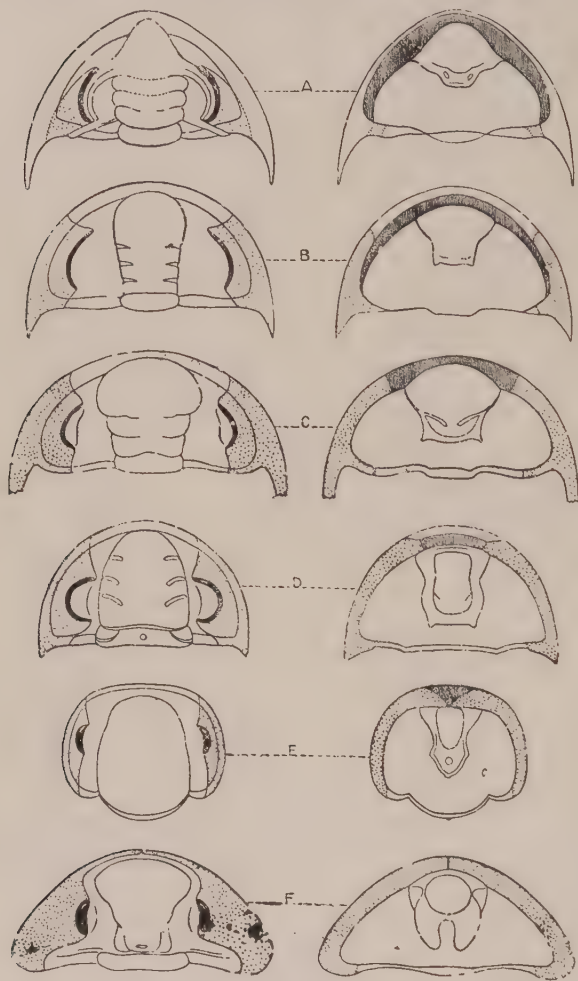


Fig. 9. — Variation évolutive du rostrum (à droite, en grisé foncé). Face dorsale du céphalon (à gauche), pour comparaison. Joux libres en grisé clair.

A, *Kjerulfia lata* Kiaer, Géorgien, Scandinavie (d'après J. Kiaer et A. H. Westergård); B, *Xystridura saintsmithi* Chapman, Acadien basal, Australie (d'après F. W. Whitehouse); C, *Paradoxides bohemicus* Böeck, Acadien inférieur, Bohême (d'après J. Barrande); D, *Proetus bohemicus* Corda, Dévonien inférieur, Bohême (d'après J. Barrande); E, *Holotrachelus punctiliosus* Törnquist, Gothlandien, Scandinavie (adapté de E. Warburg); F, *Asaphus expansus* Linné, Ordovicien, Scandinavie (d'après J. Barrande).

vérifie statistiquement. Il en sera question plus loin (p. 31).

(2) La rareté des retours ataviques s'explique en partie par la difficulté, pour les descendants plus ou moins directs, de reconstituer les combinaisons géniques des ancêtres (L. Cuénot, 1951). Ceci dans la nature actuelle. A plus forte raison s'il s'agit de formes séparées par d'immenses durées géologiques.

A ne considérer que le mode d'envahissement de la face dorsale du céphalon par les joues libres (fig. 7), le type métaparial, le type opistoparial, le type pseudo-proparial et le type parparial constituent une série parfaitement continue qui traduit, d'une part, une tendance à la régression de la région frontale, préorale (1), et, d'autre part, une propension à développer les segments postoraux.

L'antériorité du type métaparial est démontrée stratigraphiquement — puisque les *Olenelloidæ* sont localisés dans le Cambrien inférieur, — et si la forte rétrodivergence des sutures préoculaires qui le caractérise se retrouve très sporadiquement après le Cambrien inférieur (fig. 8) — sans que jamais la région frontale réintervienne dans la formation des pointes génales, — ce retour est probablement imputable à un processus atavique (2). Le type opistoparial prédomine à travers tout le Paléozoïque; il s'avère le plus vivace, et c'est par certains de ses représentants (*Phillipsiidae*) que les Trilobites parviennent jusqu'au Permien moyen, époque

(1) L. Störmer (1942): a, le premier, noté cette tendance à la régression de la région préorale, qu'il attribue à une résorption phylogénique progressive du « complexe segmentaire préantennaire ». Cette régression se

de leur extinction. Le type cédariiforme constitue au contraire une tentative strictement postdamienne, mais qui a pu donner naissance, dans certains cas tout au moins, au type proparial, qui ne prospère vraiment qu'à partir de l'Ordovicien.

La tendance à la régression des parties morphologiquement antérieures du céphalon, telle qu'elle se manifeste lorsqu'on passe du type métaparial aux autres types suturaux, est soulignée en outre par la résorption phylogénique des crêtes oculaires — déjà reconnue du temps de C. E. Beecher. C'est probablement aussi à elle qu'il faut imputer, plus ou moins directement, la régression du rostrum (fig. 9) et les anomalies qui affectent ce dernier, en particulier sa soudure avec l'hypostome dans certains groupes (*Redlichioidea*, *Corynexochioidea*, certains *Olenelloidea* évolués). L'hypostome, par contre, topographiquement à cheval sur la limite de la région préorale et de la partie postorale du céphalon, n'est pas affecté par cette régression. Bien au contraire, chez certaines formes évoluées à glabellle hypertrophiée (*Hypodicranotus striatulus*, fig. 10), il peut devenir hypertélique (H. B. Whittington, 1952 *b*). On peut tenter d'expliquer cette stabilité — et cette hypertélie — par une induction morphogénétique émanant de la région postorale du céphalon — région phylogénétiquement stable et même souvent, comme nous l'avons vu, en voie d'expansion, — cette induction étant favorisée par la sélection naturelle, puisque l'hypostome sert à la fois de bouclier protecteur pour l'estomac, de point d'insertion pour les muscles extrinsèques de ce dernier (impressions musculaires hypostomiennes) et de support aux yeux ventraux (*maculae*).

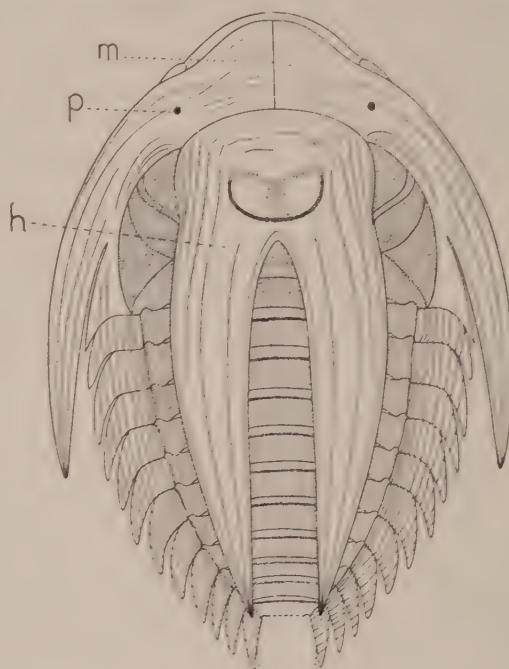


Fig. 10. — Face ventrale d'*Hypodicranotus striatulus* Walcott, Ordovicien, Amérique du Nord.

h, hypostome ; *m*, suture médiane ; *p*, pore de la doublure céphalique (d'après H. B. Whittington, $\times 3$).

4. POINTES CÉPHALIQUES. — En ce qui concerne le développement des pointes génales, E. Warburg (1935) pensait que, chez les *Mesonacidae* (= *Olenellidae*), les pointes intergénales (= fixigénales) étaient seules développées dans le stock ancestral ; que, par la suite, étaient apparues des formes possédant à la fois des intergénales et des génales ; qu'enfin il leur aurait succédé des *Olenellides* pourvus seulement de pointes génales. Mais on peut, de façon plus plausible et en restant

dans le domaine des faits connus, penser que la présence d'intergénéales chez la larve et leur disparition chez l'adulte sont des traits primitifs et que la persistance d'intergénéales chez les adultes est due à la néoténie (voir p. 51). Ainsi que nous le verrons plus loin, chez les Olenellides comme chez beaucoup d'autres Trilobites, la région frontale passe par un maximum au cours de la vie larvaire (P. Hupé, 1953 *b*), et il est très probable que l'apparition des pointes génales, toujours plus ou moins tardive, est liée à ce maximum, sans être tout à fait synchrone avec lui.

Il s'agit d'ailleurs de s'entendre sur ce que l'on appelle pointes génales chez la larve des *Olenellidæ*. Il semble évident, si l'on considère les figures données par C. D. Walcott (1910) du développement d'*Elliptocephala asaphoides*, que les pointes que,

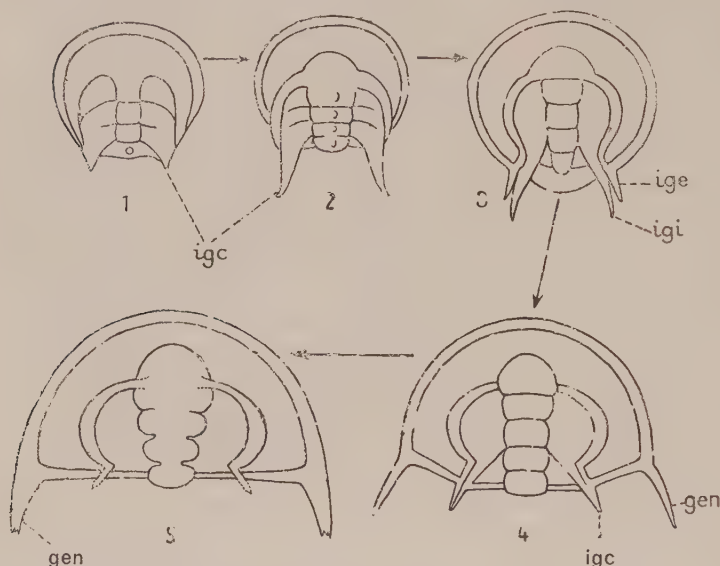


Fig. 11. — Développement du céphalon d'*Elliptocephala asaphoides* Emmons, Géorgien, Amérique du Nord.

Longueur du céphalon en millimètres : 1, anaprotaspis (0,75 mm) ; 2, anaprotaspis (?) (1,75 mm) ; 3, metaprotaspis (1 mm) ; 4, meraspis (2 mm) ; 5, holaspis (7,5 mm) ; *gen*, pointe génale ; *igc*, pointe intergénéale composée ; *igi*, pointe intergénéale interne, ou intergénéale vraie ; *ige*, intergénéale externe (d'après S. W. Ford et C. D. Walcott ; interprétation modifiée).

est d'apparition plus tardive. *Mutantis mutandis*, les conditions sont les mêmes que chez le meraspis d'*Olenellus gilberti* (C. D. Walcott, 1910, pl. 43, fig. 6) où la ligne oculaire postérieure et la crête fixigénale se rencontrent distalement pour donner aussi une intergénéale composée, tandis qu'une génale rudimentaire s'observe, implantée à quelque distance de l'intergénéale composée.

En ce qui concerne *Elliptocephala*, on voit (fig. 11, 4) que l'apparition de la pointe génale correspond à peu près, comme il a été dit plus haut, avec le maximum d'extension de la région frontale.

Chez les *Opisthoparia*, la régression de la région frontale et, en particulier la migration corrélatrice de la suture préoculaire vers l'avant ont dû avoir pour

effet de favoriser le développement de pointes génales dépendant de la joue libre, c'est-à-dire de la partie du céphalon devenue postéro-latérale, — surtout si, comme le pensait C. E. Beecher (1898), le développement de pointes est en partie conditionné par des *stimuli* exercés en des endroits particulièrement exposés, et si la présence d'une pointe en ces endroits constitue un dispositif avantageux du point de vue hydrodynamique (done, comme tel pouvant donner prise à la sélection naturelle, ce qui est le cas ici). A plus forte raison encore si les pointes qui prennent naissance ont, comme nous le verrons plus loin, une signification métamérique : leur développement n'est alors que l'extériorisation d'une potentialité intrinsèque.

C'est seulement par exception que des pointes, autres que les génales dépen-

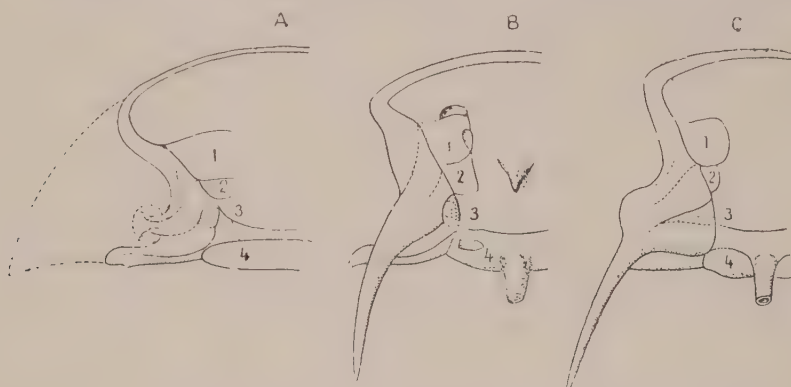


Fig. 12. — Évolution des pointes fixigénales chez divers *Scutellum* bohémiens.

A, *Scutellum palifer* Beyrich, Éodévonien ; pointes des deux premiers segments post-antennulaires séparées ; B, *Sc. rhinoceros* Barrande, Éodévonien ; les deux pointes précédentes sont fusionnées en une pointe bicomposée ; C, *Sc. furcifer* Corda, Mésodévonien ; fusion de la pointe précédente avec la plèvre préoccipitale pour donner une pointe tricomposée ; 1, 2, 3, 4, segments postoraux (schématisé et interprété d'après Barrande).

dant des joues libres, se développent chez les *Opistoparia*. Telles sont, d'une part, les pointes procranidiales apparaissant sur la larve de quelques formes de l'Ordovicien inférieur (F. Raw, 1925 ; R. J. Ross, 1951 *a, b*), acquisitions avantageuses elles aussi chez ces petites formes menant une vie pélagique. Telles sont, d'autre part, les pointes fixigénales qui s'observent chez quelques *Scutellidæ* dévoniens, d'abord isolées (fig. 12 A), puis groupées pour donner des pointes « intergénéales », homologues de celles des jeunes *Olenellidæ* (fig. 12 B, C). La réapparition, chez les *Opistoparia*, de pointes dépendant de la région préorale montre leurs affinités avec les *Olenellidæ* ; de même, la présence sporadique, chez les mêmes *Opistoparia*, de pointes fixigénales, témoigne de leur affinité profonde avec les *Olenellidæ* et les *Proparia*.

Dans ce qui précède, il a été implicitement supposé que les pointes céphaliques — à l'exclusion des pointes ornementales de certains *Odontopleuroidæ*, *Scutellidæ*, etc., — représentaient des extrémités de plèvres. *A priori*, on peut, en

effet, s'attendre à ce qu'il en soit ainsi chez des Arthropodes comme les Trilobites, où la segmentation céphalique est demeurée en quelque sorte schématique et

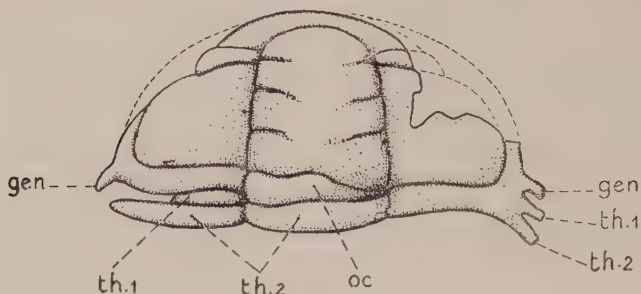


Fig. 13. — Individu tératologique de *Protopliomerops superciliosa* Ross, Ordovicien inférieur, Utah.

gen, pointe génale; oc, anneau occipital; th. 1, premier segment thoracique; th. 2, second segment thoracique. Les plèvres de th. 1 et th. 2 sont libres à gauche et incorporées, à droite, au céphalon, mais leurs extrémités restent libres (schématisé d'après R. J. Ross).

montre, au moins chez les formes les plus primitives — et surtout chez les larves, — une parfaite succession de métamères pratiquement semblables.

Sur le bouclier pygidial, les pointes pleurales sont extrêmement répandues : elles s'observent dans au moins un quart des genres. Sur le bouclier céphalique, beaucoup plus spécialisé que le pygidium, les pointes incontestablement

pleurales ne sont pas rares. Telles sont, chez les larves des Olenellides et de certains *Redlichioidea*, les intergénéales, qui dépendent soit d'un seul segment — par exemple les pointes *ige* de la figure 11, 3 dépendant du segment antennulaire, — soit de plusieurs segments comme les pointes *igc* de la figure 11, 4 et de la

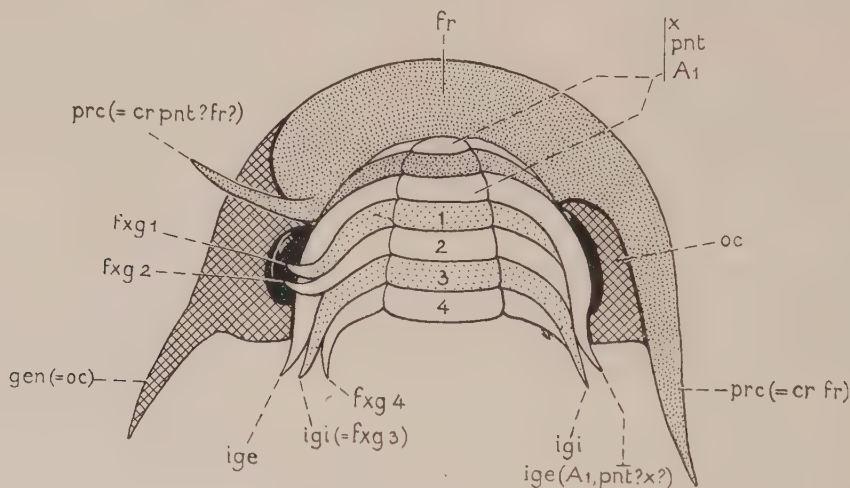


Fig. 14. — Schéma de la répartition des pointes pleurales sur le céphalon. A gauche, cas général; à droite, chez les Olenellides.

oc, segment oculaire; fr, région frontale; x, pnt, A1, 1, 2, 3, 4, segments glabellaires.

gen (= oc), pointe génale dépendant du segment oculaire : cas des *Opisthoparia*; prc (= cr fr), pointe cranidiale dépendant de la région frontale : cas des *Olenellidae*; prc (= cr, pnt ? fr ?), pointe procranidiale dépendant du segment préantennaire ou de la région frontale : cas de *Leptoplastus*, *Pseudocybele*, etc.; ige (A1, pnt ? x ?), pointe intergénéale externe dépendant au moins du segment A1 : cas de la larve d'*Elliptocephala*; fxg 1, pointe fixigénale dépendant du segment 1, et fxg 2, pointe dépendant du segment 2 : cas de *Scutellum paliifer*; igi (= fxg 3), intergénéale interne, pointe fixigénale dépendant du segment 3 : cas de la larve d'*Elliptocephala* (et des *Proparia* selon Störmer); fxg 4, pointe fixigénale dépendant du segment 4 : cas de la larve de *Liostracus*, *Pseudocybele*, etc. (et probablement de la plupart des *Proparia*). (D'après P. Hupé, 1952 b, légèrement modifié.)

figure 49. Telles sont aussi les pointes fixigénales des divers *Scutellum* mentionnés plus haut (fig. 12). La tératologie montre d'autre part que, si des segments thoraciques viennent à s'agréger au céphalon, leurs extrémités pleurales peuvent rester néanmoins distinctes et sont identiques aux pointes génales (fig. 13). Ces faits, venant à l'appui de la raison théorique développée au paragraphe précédent, fournissent les éléments d'un raisonnement par récurrence qui conduit à accorder à des pointes paires, morphologiquement identiques, une signification identique, celle d'extrémités pleurales.

La figure 14 groupe tous les cas valables de pointes céphaliques susceptibles d'être rattachées à un segment déterminé. En ce qui concerne la glabelle, elles sont connues avec certitude sur les segments A_1 , 1, 2, 3, 4. La pointe procranidiale larvaire de *Leptoplastus* (F. Raw, 1925), de *Pseudocybele*, *Menoparia*, *Scinoccephalus* (R. J. Ross, 1951 *a, b*), dépend probablement du segment préantennulaire (*pnt*), à moins qu'elle ne soit à rattacher à la région frontale (c'est l'opinion de F. Raw à propos de *Leptoplastus*), comme celle des *Olenellidæ*. Il est intéressant de constater que la présence, chez ces derniers, d'une pointe génale dépendant de la région frontale montre que cette région, bien que ne présentant pas en général la tripartition habituelle en rachis et plèvres, a tout de même valeur de segment. En ce qui concerne la pointe génale des *Opistoparia* ne général, elle démontre également que les joues libres appartiennent bien à un segment — à la vérité aberrant — le segment oculaire (C. E. Beecher, 1897 ; O. Jaekel, 1901 ; P. Hupé, 1951).

Chez les *Proparia*, les pointes génales seraient, selon L. Störmer (1942), les extrémités pleurales du segment préoccipital. Mais il est vraisemblable qu'elles dépendent souvent du segment occipital (P. Hupé, 1953 *c*). Dans certains cas, il peut d'ailleurs en exister deux paires, dont l'une plus développée (fig. 15 *B*). Elles coexistent exceptionnellement avec des pointes librigénales de type *opistoparia* (fig. 15 *A*).

L'ORDRE DES PROTOPARIA DE H. H. SWINNERTON

En 1915 et en 1919, H. H. Swinnerton sépare les *Mesonacidæ* (*Olenellenidæ*) des *Opistoparia* auxquels C. E. Beecher les rattachait ; il leur adjoint les genres *Nathorstia* et *Marella* et crée pour cet ensemble l'Ordre des *Protoparia* qui groupe

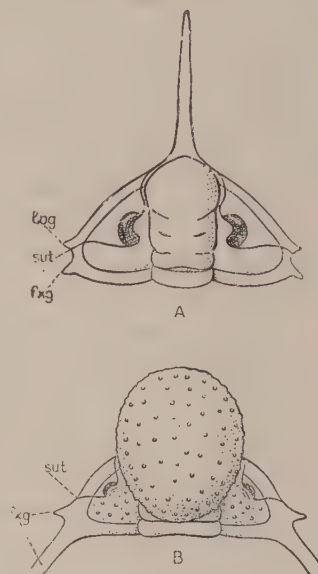


Fig. 15. — Pointes librigénales et fixigénales chez les **Proparia**.

A, *Proboloides pessulus* Clarke, *Phacopidæ*, Dévonien, Brésil (d'après Clarke) ; B, *Sphærocoryphe* cf. *granulatus* Angelin, *Cheiruridæ*, Ordovien, Esthonie (d'après Fr. Schmidt) ; *fxg*, pointe fixigénale ; *lbg*, pointe librigénale (génale s. str.) ; *sut*, suture faciale.

des « Trilobites ou organismes trilobitoïdes chez lesquels l'absence de sutures faciales est primaire ». Mais, comme *Nathorstia* et *Marella* doivent être éliminés de cet ordre (1), celui-ci se réduirait finalement à la famille des *Olenellidæ*, à laquelle s'adjoindrait la famille nouvelle des *Daguinaspidæ* (P. Hupé, 1952 b).

Dans l'esprit de H. H. Swinnerton, les sutures faciales des *Olenellidæ* sont pour ainsi dire à l'état naissant et de cette famille dériveraient un certain nombre d'*Opistoparia*. C. Poulsen (1927) fait au contraire des *Olenellidæ* la souche de tous les autres Trilobites et crée pour eux l'ordre des *Mesonacida* (2).

L'ordre des *Protoparia* est encore admis par L. Störmer (1942, 1949), mais avec une définition différente de celle de H. H. Swinnerton (3). Il comprend, selon L. Störmer, des « Trilobites primitifs à suture marginale », pouvant posséder des « pointes intergénéales rudimentaires, en plus des pointes génales ». Le « segment préantennaire est bien développé sur le côté dorsal chez le *Protapsis* ». L'ordre des *Protoparia*, selon L. Störmer, contient la seule famille des *Olenellidæ*.

La validité de l'Ordre des *Protoparia* (= *Mesonacida*) a été très discutée et son individualité est des plus contestable.

1° SUTURES DES *Olenellidæ*. — La découverte, au Maroc, d'Olenellides pourvus de lignes pré- et postoculaires complètes (fig. 8 E) (4) conduit à reconsidérer le problème des sutures faciales dans cette famille. Le tracé des lignes oculaires de *Fallotaspis* (P. Hupé, 1952 b) est en effet, à un détail près — la position de la pointe génale par rapport à elles, — à peu près le même que chez certains *Opistoparia* à suture fonctionnelle (fig. 8 A, B, C, D).

Il semble hors de doute, maintenant, que les lignes oculaires correspondent bien à un tracé sutural, avec une importante restriction cependant.

Comme nous l'avons déjà vu plus haut, une suture postoculaire, marquée par une fente du bouclier céphalique, se développe parfois chez *Daguinaspis*, mais elle est située le long du bord externe de la ligne oculaire postérieure. Un fait analogue a été signalé par F. W. Whitehouse (1939) chez un Redlichiide primitif, *Mesodema venulosa*, du Cambrien inférieur d'Australie : la suture faciale est ici fon-

(1) *Nathorstia* est actuellement considérée comme un jeune fraîchement mué d'*Olenoides serratus* Rominger, espèce qui appartient à la famille *Opistoparia* des *Dorypigidæ*. *Marella* est classée parmi les Proarthropodes.

(2) C. Poulsen (1934) avait remplacé l'ordre des *Integricephalida*, qu'il avait créé en 1927, par un ordre des *Hypoparia* groupant tous les Trilobites dépourvus de suture faciale (Agnostides, Eodiscides, sauf *Pagetia*, *Trinucleidæ*, *Harpidæ*), c'est-à-dire les *Hypoparia* de C. E. Beecher, auquel il adjoignait les *Conocoryphidæ*. Les *Suturicephalida* (1927), contenant les Trilobites pourvus d'une suture faciale, devenaient, en 1932, les *Epiparia*. Cette terminologie n'a pas été adoptée par les auteurs.

(3) Dans l'édition de 1946 de ses « Outlines of Paleontology », H. H. Swinnerton ne parle plus d'un Ordre des *Protoparia*, mais de « protoparous » Trilobites comprenant les familles des *Mesonacidæ* et des *Conocoryphidæ* d'ailleurs fort éloignées l'une de l'autre dans le tableau général qu'il donne de la classification des Trilobites (H. H. Swinnerton, 1946, p. 241).

(4) L'objection de C. J. Stubblefield (1936) que la ligne oculaire antérieure n'a jamais été observée traversant le sillon marginal du céphalon chez aucune espèce de *Mesonacidæ* est aujourd'hui levée.

tionnelle et du type *opistoparia*; on observe, portée par le cranium, une fine ligne en saillie, voisine de la suture préoculaire et parallèle à elle, et que F. W. Whitehouse assimile à la ligne oculaire antérieure des *Olenellidæ*. La possibilité d'une ligne oculaire antérieure chez les *Redlichiidæ*, coexistant avec une suture préoculaire; celle d'une ligne oculaire postérieure chez les *Daguinaspidæ*, coexistant avec une suture postoculaire; enfin, la similitude entre la ligne oculaire postérieure et la ligne oculaire antérieure chez *Fallotaspsis*, semblent bien démontrer que les sutures des Olenellides, typiquement oblitérées, existent virtuellement et ne sont pas à rechercher sur les lignes oculaires, mais à leur bord externe. Ainsi disparaît l'objection de C. J. Stubblefield (1936) contre l'assimilation des lignes oculaires à des sutures ankylosées, — à savoir que ces lignes sont en saillie, tandis que les sutures secondairement fusionnées chez les autres Trilobites dessinent des lignes en creux ou disparaissent sans laisser de traces — et, d'une façon générale, contre l'existence de sutures chez les Olenellides, puisqu'il n'y a pas une exacte coïncidence entre les lignes oculaires et les sutures éventuelles (1).

Reste à savoir si l'absence de suture faciale chez les *Olenellidæ* — et les *Daguinaspidæ* — est primitive ou secondaire. Comme nous l'avons vu plus haut, H. H. Swinnerton et C. Poulsen optent pour la première hypothèse, mais J. Kiaer (1917) et E. Warburg (1925) pensent au contraire que l'obsolescence des sutures chez les Olenellides est secondairement acquise, comme chez les autres Trilobites à suture faciale absente. Le processus étant irréversible, il en résulte en particulier que les Olenellides n'ont pu donner naissance à des formes possédant une suture faciale fonctionnelle (2). R. Richter (1932 a) émet une opinion analogue.

L'idée que les sutures faciales des Olenellides sont absentes de façon primitive reposait en grande partie sur l'hypothèse qu'une autre de leurs sutures — l'hypostomale — était aussi chez eux typiquement ankylosée, une seule suture étant réellement et toujours fonctionnelle : celle qui sépare le rostrum du bouclier dorsal (C. J. Stubblefield, 1936). Mais, en fait, beaucoup d'*Olenellidæ* marocains — sinon tous — et tous les genres de *Daguinaspidæ*, possèdent une suture hypostomale, car leurs rostrums sont parfaitement détachables de l'hypostome, et il semble bien qu'il s'agit là d'un caractère primitif (P. Hupé, 1952 b).

Les très grands rostrums et, corrélativement, les très longues sutures rostrales (sutures perrostrales de R. Richter, 1932 a) ont longtemps passé pour caractéristiques des Olenellides; mais F. W. Whitehouse (1939) a signalé, chez un représentant des *Paradoxididæ*, *Xystridura saint-smithi* de l'Acadien basal d'Australie,

(1) Chez *Kjerulfia lata* Kiaer, comme le rappelle C. J. Stubblefield, la ligne oculaire est constituée par un sillon (elle est en saillie chez *Kjerulfia lundgreni*). Il se pourrait qu'il s'agisse ici d'une véritable suture ankylosée et que la ligne oculaire adjacente ne soit pas développée.

(2) F. Raw (1925, 1927) arrive à la même conclusion, mais ses raisons ne semblent pas valables. Il pense que les *Olenellidæ* sont des formes hautement spécialisées en ce qui concerne les pointes céphaliques et, par conséquent, en ce qui concerne les sutures. Nous avons vu, au contraire (p. 14), que, par leurs pointes génales, ils doivent être placés à la base d'une série morphologique.

un rostrum absolument comparable (fig. 9 B), et ce fait place sous un nouveau jour le double problème des rapports des *Redlichioïdæ* (1) avec les *Olenelloïdæ* et de l'origine de ces derniers.

La ressemblance générale entre le céphalon de *Redlichia* et celui de quelques *Olenelloïdæ*, comme *Nevadella gracile* (Walcott) et surtout *Fallotaspis*, est particulièrement frappante. Dans l'ensemble, la glabelle subit d'ailleurs, chez les *Olenelloïdæ* et les *Redlichioïdæ*, une évolution comparable (P. Hupé, 1952 b). Il est vrai que le tracé sutural est différent dans les deux groupes — au moins chez leurs représentants actuellement connus, — mais l'évolution des sutures préoculaires dans le genre *Redlichia*, telle qu'elle est esquissée par K. Saito (1934), permet d'entrevoir, chez ses ancêtres, un type de suture voisin de celui des *Olenelloïdæ*. K. Saito a en effet montré que, chez les descendants les plus récents du genre *Redlichia* (*Neoredlichia* Saito, 1936), l'angle de divergence des sutures préoculaires est fortement réduit (il n'a qu'une vingtaine de degrés). Par contre, les représentants plus anciens du genre ont des sutures de plus en plus divergentes et, à la base de la série, apparaissent des sutures subtransverses (et parfois légèrement rétrodivergentes). Si l'on extrapole ces résultats, on arrive à imaginer des *Redlichioïdæ* à sutures préoculaires fortement rétrodivergentes — c'est-à-dire proche des sutures olenelloïdiennes — qui seraient à rechercher dans l'Infra-Cambrien ou dans le Géorgien basal. Les *Olenelloïdæ* ne seraient alors qu'un rameau, particulièrement vivace et stable, du grand tronc redlichioïde (P. Hupé, 1952 b). Ils diffèrent des *Redlichioïdæ* s. str. par la persistance, chez l'adulte, d'une région frontale, très développée latéralement et portant les pointes génales, et par la subdivision fréquente de leur tronc en un prothorax à plèvres normales et un postthorax à plèvres atrophiées (2). L'ankylose des sutures faciales serait survenue secondairement, favorisée par la grande extension de la suture rostrale, suffisante à elle seule pour permettre l'ecdysis.

L'opinion inverse (ankylose primaire) étant la plus répandue, c'est elle que j'ai adoptée dans le *Traité de Paléontologie* (P. Hupé, 1953 c).

Parmi les auteurs récents, G. Henningmoen (1951) incline à penser que les *Olenelloïdæ* pourraient être spécialisés plutôt que primitifs en ce qui concerne les sutures, et qu'ils ont pu se développer à partir des formes à sutures dorsales. La question ne peut même plus se poser sous ce jour si l'on admet — ce qui semble l'évidence même — que leurs lignes oculaires correspondent à des

(1) Voir, p. 77 et suivantes, l'extension donnée dans ce Mémoire à la superfamille des *Redlichioïdæ*.

(2) La présence, chez les *Olenelloïdæ*, d'un postthorax à segments libres, équivalent morphologique du pygidium des autres Trilobites, n'est pas aussi caractéristique qu'on a pu le penser. Chez les *Redlichioïdæ*, la fusion des segments pygidiaux peut être incomplète : c'est le cas chez *Redlichia sinensis*, où, sur le pygidium qui ne comporte que deux segments, le premier est seulement « semi-ankylosé » (T. Kobayashi et F. Kato, 1951). Chez les Trilobites plus évolués, une articulation non fonctionnelle, marquée par la différenciation des demi-anneaux articulaires, existe encore entre le premier et le deuxième segment pygidial chez *Otarion diffractum* Zenker (Ordovicien ; J. Barrande, 1852) et chez *Basidechella kayseri* Richter (Dévonien ; R. Richter, 1912), et entre les trois premiers segments chez la larve de *Ceraurus pleurexanthemus* Green (Whittington, 1941 b).

tracés suturaux et que, par conséquent, les *Olenellides* ont des sutures dorsales (non fonctionnelles). Le caractère apparemment primitif des *Olenellides*, en ce qui concerne par exemple le développement ontogénique du complexe préantennaire (fig. 21) ou des segments préantennaires de la glabelle (fig. 24), tient certainement au fait qu'ils constituent un groupe conservateur. Les plus primitifs quant aux caractères du céphalon (*Fallotaspis*) coexistent en effet au Maroc, à la base du Cambrien inférieur, avec des *Redlichiidæ* (*Pararedlichia*), qui, par l'angle de divergence de leurs sutures préoculaires, l'écartement des parties proximales de ces dernières et des parties distales des lobes oculaires, sont relativement évolués (P. Hupé, 1952 *b*). Chez *Fallotaspis*, la régression des lignes oculaires — au moins à leur partie distale — s'avère très rapide. On peut donc, inversement, imaginer facilement des formes d'*Olenellides* plus primitives, apparues un peu plus tôt et ayant des sutures plus accusées, c'est-à-dire fonctionnelles. Si l'on admet un taux d'évolution au moins équivalent pour les *Redlichiidæ* les plus primitifs, des formes à sutures transverses du type *Redlichia chinensis* auraient pu coexister au Maroc avec ces *Olenellides* hypothétiques.

2° « SEGMENT PRÉANTENNAIRE » DES *Olenellidæ*. — Comme nous l'avons vu plus haut (p. 20), L. Störmer admet que les *Protoparia* (= *Olenellidæ*) se différencient des autres Trilobites par un « segment préantennaire » bien développé sur la face dorsale de la larve protaspis. D'une façon générale, ce « segment préantennaire », appelé ailleurs par l'auteur (1942) « complexe segmentaire préantennaire » (preantennal segment complex), comprend toute la partie du céphalon située, morphologiquement, en avant du segment antennaire (= préantennulaire A_1) et des lobes oculaires qui en dépendent. Quand il existe une suture postoculaire, celle-ci représente à peu près, vers l'arrière, la limite interne de ce « segment »; chez les *Olenellidæ*, ce rôle est dévolu à la ligne oculaire postérieure (fig. 46).

Si l'on admet, au moins provisoirement, les limites ainsi assignées au « complexe segmentaire préantennaire », l'extension de ce dernier chez le protaspis des *Olenellidæ* est loin d'être aussi particulière que l'admet L. Störmer. A cet égard, les protapis de certains *Redlichiodæ*, comme *Redlichia intermediata* Lu (fig. 57), *Dolerolenus bornemanni* (Meneghini) (fig. 65, 1), se montrent extrêmement voisins de celui d'un *Olenellide* comme *Pædumias hansenii* Poulsen. La seule différence digne d'être notée réside, au moins en apparence, dans l'existence, chez ce dernier, d'une étroite bande entre les lobes oculaires et le bord latéral de la larve — bande rattachée par L. Störmer au « complexe segmentaire préantennaire » — et cette différence ne semble pas suffisante pour autoriser l'isolement des *Olenellidæ* dans un ordre spécial.

LA CLASSIFICATION DE G. GÜRICH

G. Gürich (1907-1908), renonçant aux grands cadres systématiques tracés par C. E. Beccher, propose une classification nouvelle fondée sur les caractères du tronc. Les Trilobites, considérés comme un ordre dans la classe des Crustacés, se subdivisent de la façon suivante :

Série 1. **Oligomeria** : segments thoraciques en petit nombre.

Sous-ordre 1. **Isopygia** : taille du pygidium égale à celle du bouclier céphalique et de forme très semblable.

Familles : *Agnostidæ*, *Microdiscidæ* (1).

Sous-ordre 2. **Heteropygia** : Le pygidium a une forme et une taille différentes de celles du bouclier céphalique. Six segments thoraciques. Les formes ici groupées sont complètement privées d'yeux ou ont des yeux très grands. Suture faciale proche du bord latéral.

Familles : *Trinucleidæ* (sous-familles : *Trinucleinæ*, *Ampyceæ*, *Dionidæ*), *Æglinidæ* (2).

Série 2. **Pleiomera** : au moins huit segments thoraciques.

Sous-ordre 3. **Micropygia** : pygidium petit, segments thoraciques très nombreux.

Familles : *Olenellidæ*, *Paradoxidæ*, *Remopleuridæ*, *Ellipsocephalidæ*, *Harpedidæ* (3), *Olenidæ*, *Cyphaspidæ* (4).

Sous-ordre 4. **Macropygia** : pygidium grand, plus large que la demi-largeur du bouclier céphalique. Nombre de segments thoraciques le plus souvent moindre que le double du nombre des anneaux du pygidium.

1^{er} groupe. *Opisthoparia* : la suture faciale part du bord postérieur.

Familles : *Proetidæ*, *Dicelloccephalidæ* (5), *Lichidæ* (6), *Acidaspidæ* (7), *Bronteidæ* (8), *Asaphidæ* (9).

2^e groupe. *Gonatoparia* : la suture faciale part de l'angle postérieur même.

Familles : *Homalonotidæ*, *Calymmenidæ*.

3^e groupe. *Proparia* : le tronçon postérieur de la suture faciale arrive en avant de l'angle postérieur.

Familles : *Phacopidæ*, *Cheiruridæ*, *Encrinuridæ*.

Cette classification, dont le point de départ est à peu près le même que celui de F. A. Quenstedt (1837) et de H. F. Emmrich (1844), mérite, bien qu'abandonnée,

(1) Dans la nomenclature de ce Mémoire : *Agnostoidæ*, *Eodiscoidæ*.

(2) Dans la nomenclature de ce Mémoire : superfamille des *Trinucleoidæ* (en partie) et famille des *Æglinidæ*.

(3) Dans ce Mémoire : *Harpidæ*.

(4) Dans ce Mémoire : *Otarionidæ*.

(5) Dans ce Mémoire : *Dikeloccephalidæ*.

(6) Dans ce Mémoire : *Lichadidæ*.

(7) Dans ce Mémoire : *Odontopleuroidæ*.

(8) Dans ce Mémoire : *Scutellidæ*.

(9) Selon G. Gurich, les *Asaphidæ* comprennent trois sous-familles : les *Asaphinæ*, les *Nileinæ* et les *Illæninæ*.

de retenir l'attention. En effet, la variation du nombre des segments thoraciques et pygidiaux est statistiquement évolutive (p. 40), mais, comme le fait remarquer H. H. Swinnerton (1915), elle se manifeste dans des phyllums certainement différents et correspond seulement à des « stades évolutifs progressifs » dans des séries parallèles (voir fig. 27). C'est pourquoi, utilisés avec d'autres pour la séparation d'unités systématiques ayant rang de famille, ou même de superfamille, les critères de G. Gürich peuvent être très utiles.

Nous verrons (p. 51) que la seule grande coupure véritablement fondée sur un critère biologique est non pas entre les formes à huit segments thoraciques et celles qui en ont moins, mais entre les formes à deux ou trois segments thoraciques et les autres, qui en ont toujours cinq ou plus (O. Jaekel, 1909). En particulier, aucune raison valable ne permet actuellement de placer dans un même groupe naturel, comme le fait G. Gürich, d'une part les Agnostides et les Eodiscides, d'autre part les *Trinucleoidæ* et les *Æglinidæ*.

LES BASES D'UNE CLASSIFICATION MODERNISÉE

De la revue critique que nous venons de faire, il ressort que les cadres proposés jusqu'ici pour une classification naturelle des Trilobites ne correspondent pas à une hiérarchie taxonomique valable, au moins en ce qui concerne les groupements de rang élevé. L'application pure et simple de la loi de récapitulation aboutit à des contradictions de faits, et l'effort respectable de certains paléontologistes actuels — en particulier L. Störmer — pour sauver l'édifice branlant de la classification de C. E. Beecher en lui donnant de nouvelles fondations ne semble ni logique, ni heureux.

Il faut reconsidérer entièrement les problèmes.

L'étude des ontogénèses demeure bien le point de départ obligé de toute classification naturelle, puisqu'elles consistent — littéralement — en une succession de transformations, et que c'est de ces transformations que résultent, en fin de compte, les formes adultes qu'il s'agit de classer.

Que, chez des larves identiques à l'origine, la vitesse de développement d'un caractère vienne à différer, qu'un caractère nouveau apparaisse chez une ou plusieurs d'entre elles et mette un temps plus ou moins long pour se propager jusqu'au stade adulte, qu'une innovation évolutive se manifeste en fin d'ontogénèse et éventuellement, par suite d'un ralentissement du développement, finisse par ne plus pouvoir s'exprimer chez les descendants, etc., et on conçoit qu'il en résultera, pour la phylogénèse, une diversification autrement importante que celle qui résulterait d'une simple récapitulation hœckelienne.

En d'autres termes, on ne pourra espérer trouver le « comment » de cette diversification évolutive — et en déterminer le « pourquoi » — que par une analyse

minutieuse des faits ontogéniques, d'abord chez les formes les plus anciennes pour définir les points de départ, puis chez des formes de plus en plus récentes pour évaluer les altérations qui ont pu survenir dans les processus ontogéniques initiaux.

Il faut, hélas ! reconnaître qu'il existe, dans l'état actuel des connaissances, un obstacle majeur à la réalisation de ce programme : c'est la médiocre connaissance que l'on a des développements individuels. On ne connaît, en effet, l'ontogénèse à peu près complète que dans une quinzaine de genres — soit à peine plus de un sur cent — et encore ne s'agit-il ici que d'observations souvent peu précises, faites sur le bouclier dorsal.

Mais cet obstacle est plus théorique que réel du fait que : 1° les ontogénèses les mieux connues correspondent en majorité à des genres cambriens, c'est-à-dire plus ou moins primitifs, mais suffisamment différents et échelonnés dans le temps pour que la genèse de certaines déviations évolutives puisse se dégager avec netteté ; 2° les ontogénèses incomplètement connues des genres postcambriens révèlent néanmoins, dans les premiers stades larvaires, l'apparition de caractères franchement nouveaux — d'ailleurs connus depuis longtemps chez les adultes — et qui permettent de compléter les données provenant de l'étude des formes cambriennes ; 3° la systématique actuelle des formes adultes est surtout fondée — de façon regrettable d'ailleurs — sur les caractères des boucliers dorsaux.

D'une enquête encore incomplète sur le développement ontogénique, confrontée avec ce que l'on sait des filiations de certaines formes adultes, telles que les révèlent la stratigraphie et la paléogéographie, il ressort que l'évolution de l'ontogénèse des Trilobites est régie par au moins deux tendances inverses : l'une, gérontomorphique, dans l'ensemble récapitulative ; l'autre, pædomorphique, plus spécialement innovante (P. Hupé, 1950).

Comme nous le verrons, ces deux tendances peuvent coexister dans une même lignée, mais l'une d'elles l'emporte souvent sur l'autre.

Si, sacrifiant à la tendance dichotomique qui semble inhérente à tout esprit classificateur, on souhaite néanmoins établir une coupure dans l'ensemble de la Classe, c'est — semble-t-il — entre les groupes particulièrement pædomorphiques et ceux où la gérontomorphose se manifeste davantage qu'il faudra la placer, au risque de voir de nouvelles découvertes rétablir la continuité ainsi interrompue.

I. — LA PÆDOMORPHOSE CHEZ LES TRILOBITES

C. R. de Beer (1930-1933) désigne sous le nom de pædomorphose (terme repris de W. Garstang, 1922) le cas où un caractère qui est présent ou qui fait son apparition dans le *jeune stade* d'un animal peut apparaître dans l'ontogénèse d'un descendant :

a. A la fois dans les jeunes stades et dans l'état adulte, occasionnant la substitution d'une nouvelle condition adulte à une ancienne : d'où une *déviatio*n évolutive dans l'ontogénèse du descendant, relativement à celle de l'ancêtre ;

b. Dans l'adulte, par suite d'un retard dans le développement des structures corporelles relativement à celui des organes reproducteurs : d'où la *pædogénèse* ou néoténie.

Si le caractère en question n'apparaît exclusivement que dans le jeune âge, sans affecter la phylogénèse, il s'agit d'une simple adaptation juvénile (*cænogénèse* au sens de Hæckel), statique au sens évolutif du terme et, par définition, sans rapport avec la *pædomorphose*.

Ces notions trouvent une application satisfaisante dans l'histoire des Trilobites et, bien que la part de conjecture et d'interprétation reste encore grande si l'on admet de les agréer comme base d'une classification naturelle, elles ne permettent pas moins d'introduire quelque logique dans certaines manifestations évolutives en apparence contradictoires.

Historique. Sutures proparia et néoténie. — L'idée que certains Trilobites doivent être considérés comme des animaux néoténiques a été introduite par O. Jaekel (1909) à propos des Agnostides et des Eodiscides.

La position singulière de ces petites formes avait d'ailleurs déjà frappé J. W. Dalman (1826), qui distinguait parmi les Paleaden (= Trilobites) deux sections : celle des Paleaden véritables et celle des Battoides comprenant le genre *Battus* (= *Agnostus*) (1).

Pour O. Jaekel, les Agnostides et les Eodiscides montrent, par rapport aux autres Trilobites, un développement arrêté. Ils deviennent adultes en conservant, comme des larves, un petit nombre de segments, deux généralement.

E. Warburg (1925) admet aussi l'existence d'un développement ontogénique « arrêté » (*checked*), en ce qui concerne les yeux, chez certains Trilobites comme *Conocoryphe*, *Ampyx*, *Placoparia*, *Dindymene*, certaines espèces de *Phacops*, *Illænus*, etc. ; il en résulte, selon cet auteur, un arrêt de la croissance des joues libres. C'est, en d'autres termes, reconnaître chez certains Trilobites une néoténie partielle.

A la lumière du développement ontogénique de *Peltura scarabæoides* décrit par C. Poulsen (1923) — développement au cours duquel la suture faciale est d'abord propariale, avant de devenir opistopariale (fig. 16), — E. Warburg se demandait d'autre part si les *Proparia cambriens*, dont la petite taille est bien connue, n'étaient pas — en particulier les *Burlingiidae* — des formes immatures

(1) C. E. Resser (1938 a) va même jusqu'à exclure les Agnostides de la classe des Trilobites. Cette opinion est évidemment excessive. En fait, comme nous l'avons vu, les Agnostides se rattachent, par *Aulacodiscus*, aux Eodiscides, qui ne diffèrent eux-mêmes des autres Trilobites que par la réduction du nombre des segments thoraciques.

de Trilobites *opistoparia*. Mais, comme le fait observer C. J. Stubblefield (1936), une telle explication ne semble pas valable, car ces formes ne sont jamais trouvées que petites, et on ne voit dans les faunes trilobitiques associées aucun *Opistoparia* plus grand que l'on puisse leur rattacher. La seule explication possible est, selon C. J. Stubblefield, « que ces formes représentent des exemples d'animaux qui sont

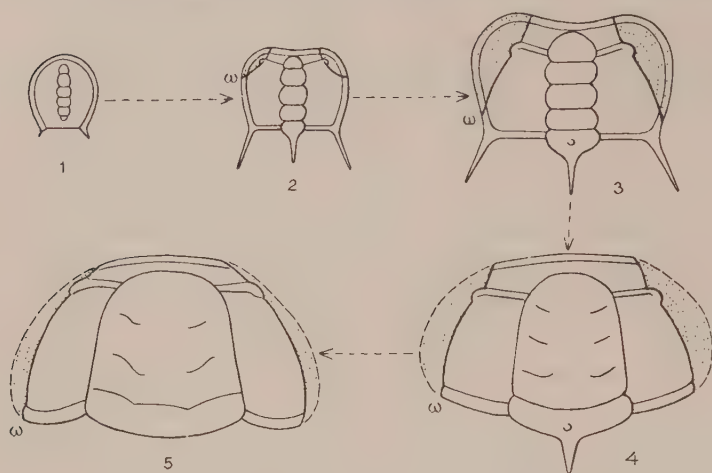


Fig. 16. — Quelques stades du développement de *Peltura scarabæoides* (Wahlenberg), d'après C. Poulsen (1923), in C. J. Stubblefield (1936), adapté.

1, metaprotaspis ($\times 20$) ; 2, céphalon d'un jeune meraspis à suture propariale et pointes fixigénales ($\times 16$) ; 3, céphalon d'un meraspis plus âgé, l'extrémité distale ω de la suture postoculaire a émigré vers l'arrière ($\times 16$) ; 4, céphalon d'un meraspis âgé ou d'un jeune holaspis à suture opisthopariale ($\times 12$) ; 5, holaspis adulte ($\times 6$).

Joues libres en grisé.

devenus sexuellement mûrs étant encore dans un stade jeune ; en d'autres termes, qu'ils représentent des exemples de néotonie ou *pædogenesis*... Le petit nombre de segments thoraciques, à savoir deux, chez les présumés adultes des deux espèces de *Pagetia* (*Eodiscidæ*) décrits par Walcott, fournit un appui supplémentaire à cette façon de voir ». Il en résulte que l'existence d'un stade *proparia* précoce dans l'ontogénèse d'un Trilobite *opistoparia*, comme *Peltura*, n'indique pas nécessairement une

« récapitulation par ce Trilobite d'une ascendance proparienne », comme le pensent C. Poulsen (1923), F. Raw (1925) et R. Richter (1932, a). En fait, « pas une seule lignée n'a été proposée jusqu'ici, montrant un Trilobite *proparia* évoluant en un *opistoparia* ». L'apparition du caractère *proparia* chez les adultes est donc une nouveauté évolutive irréversible (1). Ainsi s'explique que « c'est seulement à l'Ordovicien, quand les Trilobites atteignent leur acmé de développement, et plus tard, que les *Proparia* deviennent abondants ».

Il faut reconnaître, avec C. J. Stubblefield, que les faits connus sont expliqués de façon très convaincante « si l'on considère les Trilobites *Proparia* adultes comme des *Opistoparia* néoténiques de façon permanente. Si cette tendance à la néoténie devient apparente dans diverses lignées, comme cela semble être le cas avec la tendance néoténique à une segmentation décroissante, le caractère hétérogène des *Proparia* apparaît immédiatement ; certainement, depuis qu'il a

(1) Affirmation peut-être trop absolue : *Bouleia*, qui appartient aux *Phacopoidæ*, tous *Proparia*, et est du Dévonien, a une suture opisthopariale (fig. 224) et ne peut, semble-t-il, dériver que de *Phacopidæ* ; or ceux-ci ont une suture propariale dès l'Ordovicien.

été élargi, le groupe est plus évidemment hétérogène que lorsque Pompeckj invoquait sa nature exceptionnelle, et il apparaît même comme étant d'origine plus polyphylétique qu'il ne l'imaginait ».

Depuis ces réflexions de C. J. Stubbefield, un effort a été fait pour élargir le champ des manifestations néoténiques chez les Trilobites, et il apparaît maintenant que les retards dans le développement ontogénique affectent non seulement les *Proparia*, mais, à des degrés divers, la totalité même de la classe (P. Hupé, 1950, 1953 c). Il doit en être tenu compte dans une classification naturelle.

Arrêts de développement sur le céphalon. — Nous considérerons successivement la suture faciale et les joues libres, la région frontale et la glabelle.

a. SUTURE FACIALE ET JOUES LIBRES. — L'ontogénèse de *Peltura scarabæoides* (Cambrien supérieur), décrite par C. Poulsen (1923), montre, comme nous l'avons

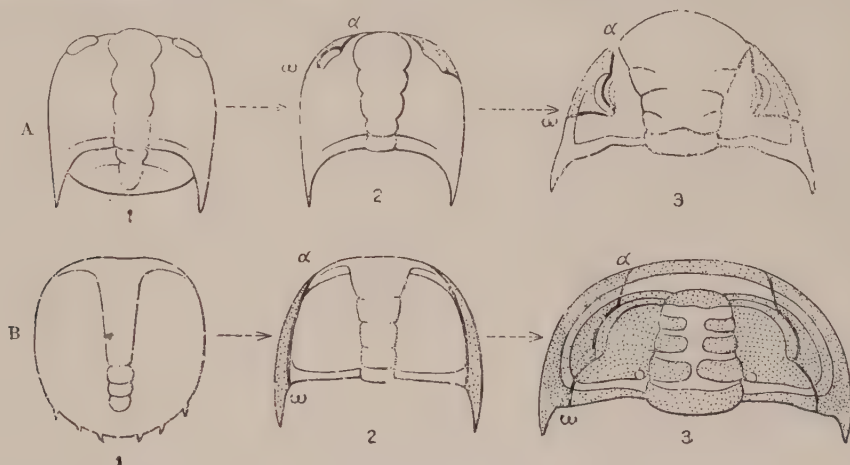


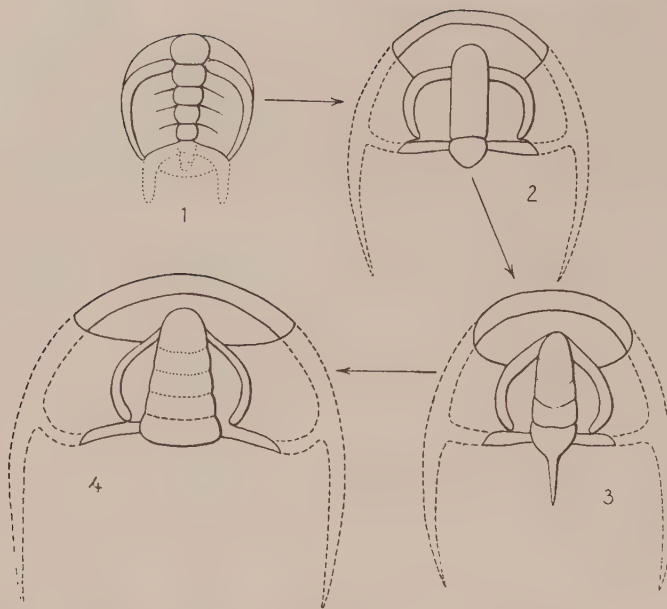
Fig. 17. — Évolution ontogénique de la suture faciale et des joues libres (longueur du céphalon en millimètres).

A, *Dalmanitina socialis* Barrande, Ordovicien, Bohême ; 1, metaprotaspis (0,75 mm) ; 2, meraspis de degré 2 (0,85 mm) ; 3, holaspis à onze segments thoraciques (25 mm).

B, *Sao hirsuta* Barrande, Acadien, Bohême ; 1, metaprotaspis (0,66 mm) ; 2, meraspis de degré 2 (0,70 mm) ; 3, holaspis à 17 segments thoraciques (8 mm).

α et ω : extrémités de la suture faciale ; joue libre en grisé. (Les deux figures adaptées de J. Barrande.)

vu, que la suture faciale passe, chez le jeune meraspis de cette espèce, par un stade *proparia* avant de devenir, un peu plus tard, de type *opistoparia*. A ce premier stade, les joues libres n'occupent que la partie antéro-latérale du céphalon comme dans les genres qui sont *proparia* à l'état adulte. Il semble en être à peu près de même chez *Blainia gregaria* (Cambrien supérieur ; C. G. Lalicker, 1935) et *Olenus gibbosus* (Cambrien supérieur ; L. Störmer, 1942), mais, contrairement à l'avis de C. Poulsen (1923), les choses semblent se passer différemment chez *Sao hirsuta* (Cambrien moyen), où J. Barrande (1852) montre les joues libres occupant, chez le jeune meraspis, tout le bord latéral du céphalon (fig. 17 B), bien que l'œil n'ait



à ce moment qu'une taille réduite. Il apparaît en tout cas certain que, chez les *Redlichiidæ* (Cambrien inférieur, fig. 18 et 57), chez les *Dolerolenidæ* (Cambrien inférieur, fig. 65) et chez les *Paradoxididæ* (Cambrien moyen, fig. 19) — c'est-

Fig. 18. — Développement du céphalon de *Redlichia chinensis* Walcott.

1, protaspis, pygidium en pointillé (longueur : 0,75 mm environ) ; 2, meraspis (longueur : 1,4 mm environ) ; 3, meraspis (4,6 mm environ) ; 4, adulte ($\times 0,5$) (schématisé d'après T. Kobayashi et F. Kato).

à-dire dans la superfamille des *Redlichioidæ* — et aussi chez les *Damesellidæ* (Cambrien moyen, fig. 144, 2), qui semblent étroitement apparentés à la superfamille précédente, l'œil est d'emblée très grand, puisqu'il enveloppe la quasi-totalité du céphalon et que la joue fixe occupe, dès le début, tout le bord latéral de ce dernier. Autrement dit, chez ces *Trilobites* anciens, il n'existe pas de stade proparia chez le meraspis. L'apparition d'une suture propariale au cours de l'ontogénèse est donc une nouveauté évolutive, coénogénétique, survenue vers le Cambrien moyen chez les des-

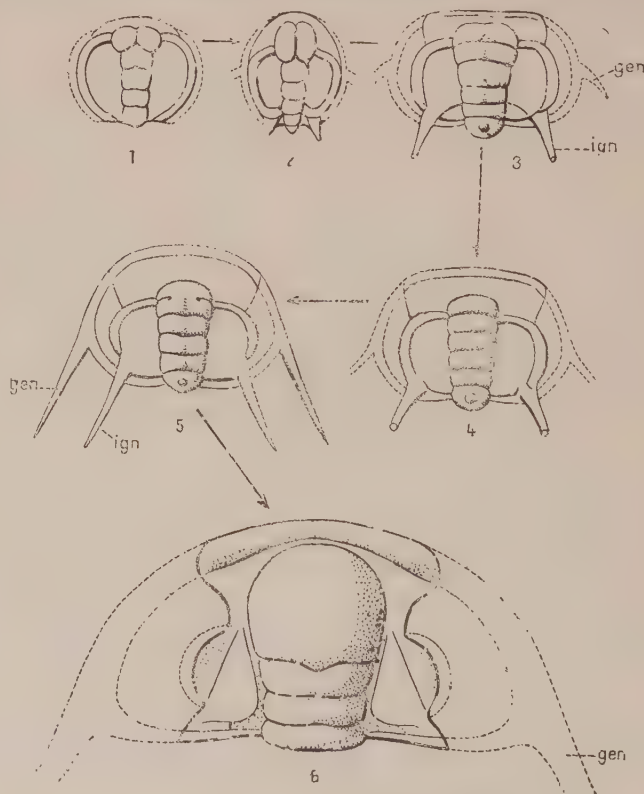


Fig. 19. — Développement du céphalon de *Paradoxides pinus* Holm. Acadien, Öland. Longueur du céphalon en millimètres.

1, anaprotaspis (0,60 mm) ; 2, metaprotaspis de *Paradoxides* sp. ; 3, metaprotaspis (1,05 mm) ; 4, meraspis (1,25 mm) ; 5, meraspis (1,55 mm) ; 6, adulte (4,7 mm) ; *gen*, pointe génale ; *ign*, pointe intergénale (1, 3 4, 5, 6 d'après Westergård ; 2, d'après Raymond).

cendants des *Redlichiodæ*. Cette constatation contribue à élargir la distance qui sépare les Eodiscides des Trilobites *opistoparia* contemporains. Elle montre que la néoténie, en ce qui concerne la suture faciale, a été chez les premiers d'apparition phylogénétiquement très précoce, puisque les Eodiscides à suture propariale sont connus dès le Cambrien inférieur, tandis qu'elle a été précédée, chez les seconds, par une période où le type *proparia* n'existait pas encore, même au cours de l'ontogénèse.

C'est, semble-t-il, seulement lorsque les yeux larvaires commencent à diminuer d'importance que le type *proparia* réussit à s'instaurer, mais il n'existe pas de lien causal direct entre les deux phénomènes car, chez les *Proetidæ* (*Proetus*, C. E. Beecher, 1895), les *Olenidæ* (*Triarthrus*, C. E. Beecher, 1895; *Olenus*, L. Störmer, 1942), les *Odontopleuridæ* (*Acantholoma*, C. E. Beecher, 1895), les *Lichadidæ* (*Corydocephalus*, C. E. Beecher, 1895), la suture adulte est de type opistoparial, bien que l'œil larvaire soit devenu petit. Il en résulte en particulier que, si la taille de l'œil peut être considérée comme un caractère systématique important chez les Trilobites primitifs (Cambrien inférieur et moyen), son importance est bien moindre par la suite.

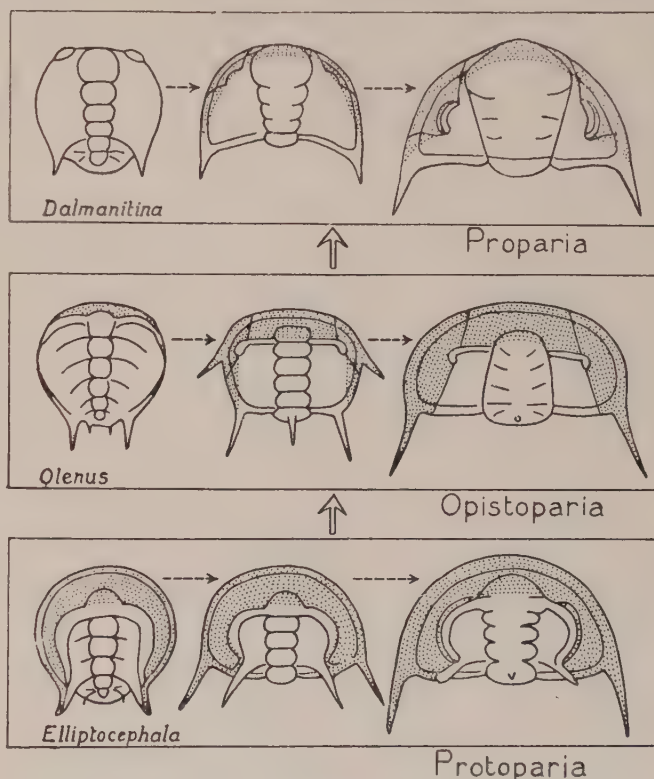


Fig. 20. — Évolution du complexe segmentaire préantennaire selon L. Störmer.

Flèches verticales : sens de l'évolution phylogénique. Flèches horizontales : sens de l'évolution ontogénique. Complexe préantennaire en grisé. Le retard phylogénique dans le développement du complexe serait protégénétique. (Redessiné d'après L. Störmer, 1942.)

b. COMPLEXE SEGMENTAIRE PRÉANTENNAIRE. —

L. Störmer (1942) a, le premier, attiré l'attention sur le fait qu'une région de la tête

autre que les joues libres, et qu'il désigne sous le nom de « segment préantennaire » ou « complexe segmentaire préantennaire » (1), subit, au cours de la phylogénèse, un retard dans son développement dorsal (fig. 20) imputable

(1) Préantennulaire serait plus exact, puisque les antennes des Trilobites sont homologues des antennes A_1 des Mandibulates et non pas des préantennes *pnt*.

à la néoténie partielle ou *merostasis* de P. Schulze (1936). Pour L. Störmer, cette retardation semble être apparue « plutôt soudainement » chez les *Protoparia* (1) (= *Olenellidæ*) « au début du Cambrien inférieur ou, plus probablement, à la fin des temps précambriens », et elle aurait provoqué non seulement une différenciation des Trilobites en espèces et en genres, mais aussi leur disjonction en ordres distincts qui sont, en allant des moins évolués au plus évolués : les *Protoparia*, les *Opistoparia* et les *Proparia* (2).

Bien que la limite postérieure du « complexe préantennaire » — c'est-à-dire la limite antérieure du segment antennulaire A_1 — ne soit pas toujours facile à tracer, surtout chez les Trilobites sans crêtes oculaires, à plus forte raison chez les formes lisses, la réalité *statistique* de sa régression est certaine. La figure 21, sur laquelle ont été groupées les courbes de croissance ontogénique de la longueur axiale du complexe chez les Trilobites où l'on peut les construire, montre bien que cette longueur diminue, globalement, depuis le Cambrien inférieur.

Pour l'ensemble des Trilobites, cette régression est prouvée indirectement par la diminution statistique de la longueur de la région frontale (fig. 23), particulièrement accusée chez les *Proparia*.

L. Störmer admet plus ou moins explicitement que la régression du complexe segmentaire préantennaire se fait suivant le processus de *protérogénèse* mis en évidence par O. H. Schindewolf (1936) chez un certain nombre d'Invertébrés (3), c'est-à-dire que le caractère « nouveau » (la régression du complexe) se manifesterait tout d'abord pendant les premiers stades du développement ontogénique — les derniers gardant le caractère ancestral — et affecteraient ensuite progressivement, pendant la phylogénèse, des stades ontogéniques de plus en plus tardifs, de sorte que, au terme de l'évolution, toute trace de la structure ancestrale finirait par disparaître chez les individus adultes.

Les faits semblent, en réalité, assez différents chez les Tribolites.

Les courbes de croissance ontogénique de la longueur du complexe préantennaire, classées à peu près suivant un ordre stratigraphique (fig. 21), montrent que chez les *Olenellidæ* (courbes A, B, C), formes localisées dans le Cambrien inférieur, la longueur de la région préantennaire croît d'abord plus ou moins rapidement à partir de valeurs apparemment déjà élevée, pour atteindre, chez la larve meraspis ayant un céphalon long de 2 mm et plus, une valeur relative égale ou supérieure à environ 40 p. 100 de la longueur du céphalon. Sur les larves plus âgées, la croissance se ralentit rapidement (*Pædeumias transitans*, courbe A), ou bien dessine un palier jusqu'à l'état adulte (*Pædeumias hansenii*, courbe B), ou bien

(1) Voir, p. 19, la discussion relative aux *Protoparia*.

(2) Les *Hypoparia* constituent, selon L. Störmer, un ordre à part dérivant, soit des *Opistoparia*, soit des *Proparia*.

(3) Dans un ouvrage plus récent (1950), O. H. Schindewolf réexamine et discute les cas connus de protérogénèse.

passé par un maximum (*Elliptocephala asaphoides*, courbe C) sur lequel nous reviendrons plus loin.

Chez les *Redlichioidea* (courbes D à G), contemporains des *Olenelloidea* mais à certains égards moins primitifs, la longueur relative de 40 p. 100 peut être

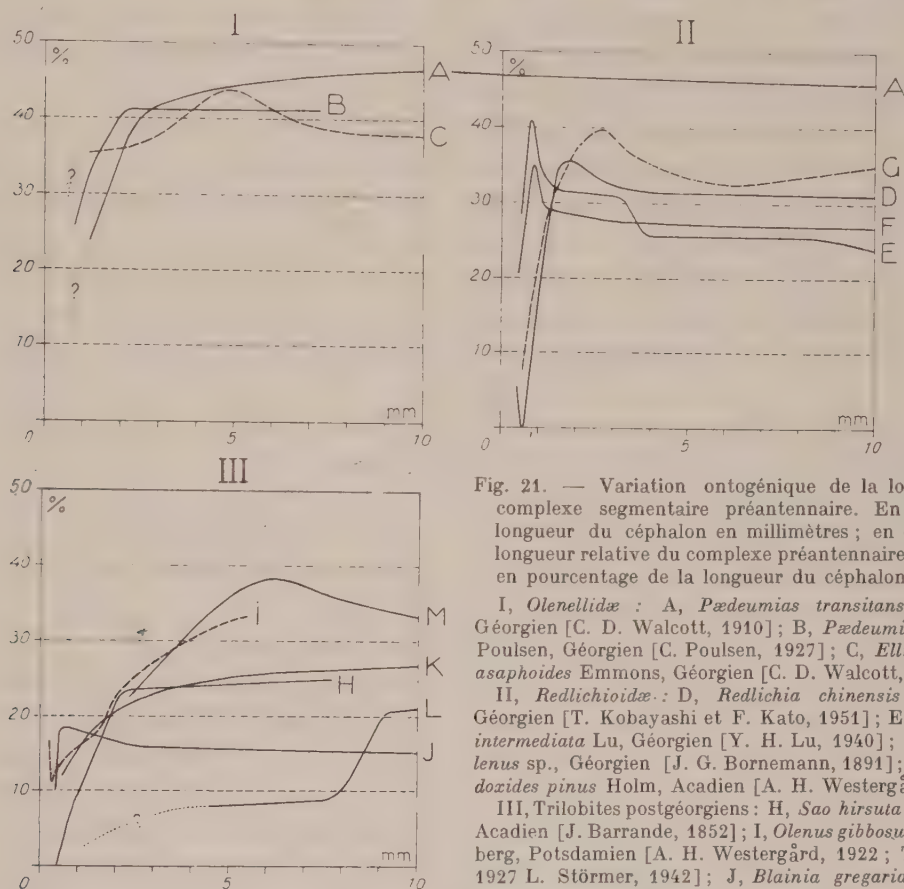


Fig. 21. — Variation ontogénique de la longueur du complexe segmentaire préantennaire. En abscisses, longueur du céphalon en millimètres ; en ordonnées, longueur relative du complexe préantennaire, exprimée en pourcentage de la longueur du céphalon.

I, *Olenelloidea* : A, *Pædeumias transitans* Walcott, Géorgien [C. D. Walcott, 1910] ; B, *Pædeumias hansenii* Poulsen, Géorgien [C. Poulsen, 1927] ; C, *Elliptocephala asaphoides* Emmons, Géorgien [C. D. Walcott, 1910].

II, *Redlichioidea* : D, *Redlichia chinensis* Walcott, Géorgien [T. Kobayashi et F. Kato, 1951] ; E, *Redlichia intermediata* Lu, Géorgien [Y. H. Lu, 1940] ; F, *Dolero-lenus* sp., Géorgien [J. G. Bornemann, 1891] ; G, *Paradoxides pinus* Holm, Acadien [A. H. Westergård, 1936].

III, Trilobites postgéorgiens : H, *Sao hirsuta* Barrande, Acadien [J. Barrande, 1852] ; I, *Olenus gibbosus* Wahlgren, Potsdamien [A. H. Westergård, 1922 ; T. Strand, 1927 ; L. Störmer, 1942] ; J, *Blainia gregaria* Walcott, Potsdamien [C. G. Lalicker, 1935] ; K, *Leptoplastus*

salteri Callaway, Tremadoc [F. Raw, 1925] ; L, *Dalmanitina socialis* Barrande, Ordovicien [J. Barrande, 1852] ; M, *Agraulos ceticephalus* Barrande [J. Barrande, 1852].

Les mensurations ont été faites d'après les figures données par les auteurs dont le nom est cité entre crochets.

atteinte, mais on trouve aussi des valeurs voisines de 35 p. 100 et, dans l'ensemble, ces longueurs maxima sont atteintes plus tôt que chez les *Olenelloidea*, sur des meraspis dont le céphalon ne mesure pas encore 2 mm. Il y a donc accélération du développement, et celui-ci débute à partir de valeurs en moyenne plus faibles que chez les *Olenelloidea*. En outre, l'existence d'un maximum de croissance, qui n'était que sporadique chez les *Olenelloidea*, devient ici la règle, et l'apparition d'un tel maximum constitue certainement une nouveauté évolutive.

Parmi les *Olenellidæ*, il n'existe en effet que chez *Elliptocephala*, forme évoluée, et manque chez *Pædeumias*, à beaucoup d'égards plus primitif (1), et cette nouveauté affecte, semble-t-il, tous les *Redlichiodæ* — qui sont diversement évolués par les caractères de leur région frontale et de leur suture faciale.

Si l'on examine non plus les Trilobites du Cambrien inférieur, mais les formes plus récentes (courbes H à L), la courbe ne semble présenter qu'exceptionnellement un maximum (*Blainia*, courbe I) ; les valeurs initiales sont, dans l'ensemble, inférieures à ce qu'elles étaient chez les *Redlichiodæ* et les valeurs finales sont le plus souvent aussi inférieures à 30 p. 100.

On saisit assez bien, dans le petit groupe homogène que constituent *Redlichia chinensis*, *Redlichia intermediata* et *Dolerolenus*, comment se font ces variations. *R. chinensis* est la forme la plus primitive et le maximum de sa courbe se produit assez tardivement (abscisse 2,5 mm). *R. intermediata*, plus évoluée (voir plus loin), présente un maximum pour une abscisse plus faible (1 mm) et sa courbe est, dans l'ensemble, située au-dessous de celle de *R. chinensis*. Or, si l'on compare l'ontogénèse de *R. intermediata* (fig. 57) à celle de *R. chinensis* (fig. 18), on constate que, en ce qui concerne la largeur du complexe préantennaire, l'angle de divergence des sutures préoculaires, l'épaisseur des crêtes oculaires, l'existence d'un sillon préoccipital transglabellaire et la forme de l'anneau occipital, la première de ces deux espèces ressemble beaucoup à une forme immature de la seconde, autrement dit se comporte vis-à-vis d'elle comme un néoténique. Il semble donc que la transformation de la courbe de croissance du complexe préantennaire est la traduction d'une pædomorphose.

Cette hypothèse trouve un appui dans la confrontation des ontogénèses et des courbes de croissance du complexe préantennaire chez *R. intermediata* et *Dolerolenus*. Les courbes sont en gros les mêmes, mais celle de *Dolerolenus* est, dans l'ensemble, située au-dessous de celle de *R. intermediata* et son maximum, en particulier, est situé nettement plus bas. Or *Dolerolenus* se comporte vis-à-vis de *R. intermediata*, à la fois comme une forme plus évoluée par la lissité de la glabelle et la régression des crêtes oculaires chez l'adulte, et comme un néoténique partiel par la largeur de ses fixigènes, le plus grand écart entre les parties proximales de ses sutures préoculaires et la réduction des lobes oculaires. Il présente même une ébauche transitoire d'épine occipitale (fig. 65, 4), rappelant celle du meraspis de *Redlichia chinensis* (fig. 18, 3).

Il semble donc bien en définitive que, chez ces trois espèces, les modifications des courbes de croissance du complexe préantennaire vont de pair avec la néoténie. Il est évident, d'autre part, que les valeurs des longueurs relatives du complexe chez les *Redlichiodæ* adultes correspondent à des valeurs larvaires des

(1) *Elliptocephala* (fig. 51) est évoluée par la dilatation de sa glabelle en avant, la faiblesse de ses sillons glabellaires, l'étroitesse de ses lobes oculaires et la réduction du nombre de ses segments prothoraciques.

Olenellidæ, mais il est non moins évident qu'il ne s'agit pas, dans le passage des seconds aux premiers — et dans le passage du type *Pædeumias* au type *Elliptocephala*, — d'une simple néoténie.

Si tel était le cas, en effet, la courbe d'*Elliptocephala* et celle des *Redlichiodæ* auraient non seulement des ordonnées plus faibles en ce qui concerne les adultes — ce qui se vérifie — mais aussi même allure que celle de *Pædeumias*, ce qui n'est pas, à cause de la présence d'un maximum. Tout se passe, chez les *Redlichiodæ*, comme si une poussée tachygénétique, localisée au début de l'ontogénèse (*protaspis*), conduisait d'abord de façon accélérée la jeune larve jusqu'à des valeurs à peu près équivalentes à celles des *Olenellides*. C'est seulement après l'entrée en jeu de ce processus, récapitulatif au sens hækélien, que s'installerait la néoténisation du complexe segmentaire préantennaire, et ceci de façon d'autant plus brusque que la tachygénèse aurait été plus forte, comme si cette dernière favorisait la néoténisation subséquente (1). Si des traces de tachygénèse subsistent chez des Trilobites plus évolués (*Blainia*, courbe J), la courbe garde la même allure que chez les *Redlichiodæ*, avec un maximum précoce d'extension du complexe préantennaire.

Il semble au total qu'en ce qui concerne le développement du complexe préantennaire deux tendances évolutives inverses puissent se partager l'ontogénèse des Trilobites, l'une récapitulative — et précoce lorsqu'elle se manifeste — (tachygénèse), l'autre cœnogénétique (néoténie). La première, dans l'état actuel des connaissances, n'existe pleinement que chez certaines formes du Cambrien inférieur (*Elliptocephala*, *Redlichiodæ*) et n'apparaît plus que sporadique et atténuée au Cambrien supérieur (*Blainia*). En outre, d'après l'analyse faite plus haut des courbes de *Redlichia* et *Dolerolenus* — et comme il appert aussi de la courbe de *Blainia*, — la néoténie exerce sur la tachygénèse une action inhibitrice, de sorte que cette dernière finit par disparaître de l'ontogénèse de la plupart des Trilobites évolués.

De toute façon, les processus en question ne peuvent pas être considérés comme protérogénétiques. En outre, aucune coupure, sauf celle qui résulte des lacunes dans nos connaissances, ne semble vraiment exister — justifiant l'isolement d'un ordre des *Protoparia*, — dans le déroulement de cette régression, mais plutôt une multiplicité de modalités élémentaires, liées les unes aux autres de façon continue, et dont la figure 22 essaie de donner une idée.

L'existence de deux types de courbes de croissance du complexe préantennaire est de nature à entraîner, pour ce dernier, l'existence de deux types de manifestations mérostatiques, inverses du point de vue morphogénétique.

Dans le cas d'un groupe comme les *Redlichiodæ*, où la courbe présente un

(1) Comparer à cet égard les courbes F et E d'une part, D et G d'autre part.

maximum, le développement, chez le descendant, d'une tendance néoténique devant le faire ressembler à un stade juvénile de l'ancêtre, on doit s'attendre à constater, au cours de la phylogénèse, une augmentation de la longueur du complexe, puisque le point terminal de la courbe, figuratif du stade adulte, remonte en quelque sorte vers le maximum de la courbe de l'ascendant. C'est ce

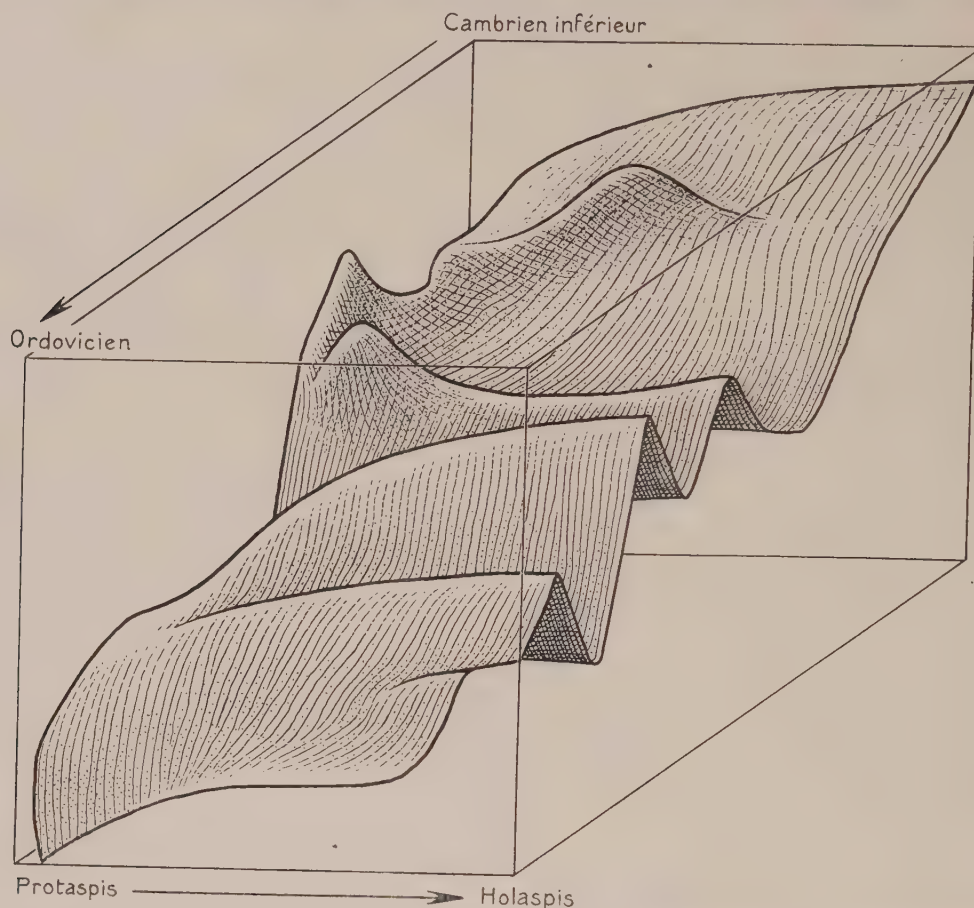


Fig. 22. — Bloc diagramme illustrant de façon schématique l'évolution de l'ontogénèse du complexe segmentaire préantennaire (construction à l'aide des courbes de la figure 22, supposées échelonnées dans le temps).

que l'on observe effectivement, spécialement chez les *Redlichioidea* marocains qui constituent un ensemble abondant et homogène de formes reliées entre elles par beaucoup de transitions et dans lequel la néoténie est particulièrement frappante. Comparer, par exemple, *Abadiella* adulte (fig. 64) au meraspis de *Redlichia chinensis* (fig. 18), *Thoralaspis* (fig. 72, 9) au meraspis de *Dolerolenus* (fig. 65), *Protolenus* (fig. 72, 5) au meraspis de *Redlichia intermediata* (fig. 57), etc.

Au contraire, lorsque la courbe ne présente pas de maximum — c'est le cas de la plupart des Trilobites postredlichioïdes, — la néoténisation a pour effet de

diminuer la longueur relative du complexe préantennaire, puisque le point figuratif du stade adulte de la forme fille descend en direction de l'origine de la courbe de l'ascendant.

Les premiers *Ptychoparioidæ* sont très probablement apparentés aux *Redlichiodæ* (P. Hupé, 1952 b), et il est fort vraisemblable que leur courbe présentait un maximum, ce qui expliquerait, au moins en partie, l'existence chez certaines formes du Cambrien inférieur et moyen, telles que *Alokistocare* et *Amecephalus* (fig. 108), d'un complexe préantennaire pouvant atteindre une longueur qui représente 50 p. 100 environ de celle du céphalon : ces formes seraient des néoténiques d'autres genres à région préantennaire réduite. On peut imaginer qu'un tel maximum des courbes a disparu assez vite par élimination de la phase tachygénétique initiale, de telle sorte que, dans l'ensemble, l'évolution de style néoténique s'est faite, dans cette superfamille comme dans la plupart des autres familles postgéorgiennes, vers une réduction progressive du complexe préantennaire.

Chez *Agraulos*, la courbe du complexe présente un maximum très étalé chez la larve déjà âgée (fig. 21, M), mais la branche de la courbe située à gauche du maximum a une pente relativement faible, autrement dit toute tachygénèse a disparu. Il est donc probable que les *Agraulidæ* sont à considérer comme des *Redlichiodæ* évolués (1).

c. RÉGION FRONTALE ET SEGMENTS PRÉANTENNULAIRES DE LA GLABELLE. —

La région frontale, c'est-à-dire la région comprise entre la partie antérieure de la glabelle et le bord frontal du céphalon (P. Hupé, 1953 c), subit, au cours du Paléozoïque, une réduction statistique importante, particulièrement accusée chez les *Proparia* (P. Hupé, 1950) (fig. 23).

Chez les formes les plus anciennes (*Pædeumias*, *Elliptocephala*, *Redlichiodæ* sauf *Dolerolenus*), la courbe des variations ontogéniques de sa longueur présente toujours un maximum. Celui-ci tend à disparaître chez les formes plus évoluées (*Sao*, *Dolerolenus*). Chez les *Proparia* postcambriens, la longueur de la région frontale reste nulle pendant l'ontogénèse (J. Barrande, 1852; R. J. Ross, 1951; J.-T. Temple, 1952). Ces variations de longueur de la région frontale semblent à peu

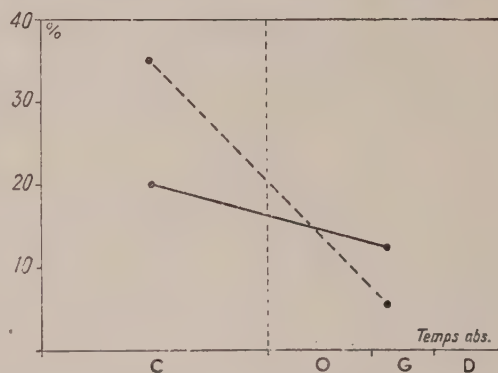


Fig. 23. — Évolution statistique de la longueur de la région frontale. En abscisses, temps absolus; en ordonnées, longueur relative de la région frontale, exprimée en pourcentage de la longueur du céphalon.

C, Cambrien; O, Ordovicien; G, Gothlandien; D, Dévonien. Trait plein, *Opistoparia*; trait interrompu, *Proparia*. (D'après P. Hupé, 1950.)

(1) Plus ou moins reliés aux *Antatlasiidæ* (p. 89) ou aux *Strenuellinæ* (p. 92).

près indépendantes du rythme de développement des segments glabellaires préantennulaires — au moins chez les formes du Cambrien inférieur (fig. 24).

Chez les *Olenelloidæ*, la région frontale atteint son maximum de développement sur des céphalons de 2 mm environ (fig. 24, I) ou plus, tandis que la croissance de la région préantennulaire de la glabelle continue (fig. 24, I'), déterminant en grande partie l'allure de la courbe de croissance du complexe préantennaire (fig. 21, I).

Les conditions semblent inversées chez *Redlichia* et *Dolerolenus*. Dans ces genres, il existe pendant l'ontogénèse une poussée précoce de croissance pour la

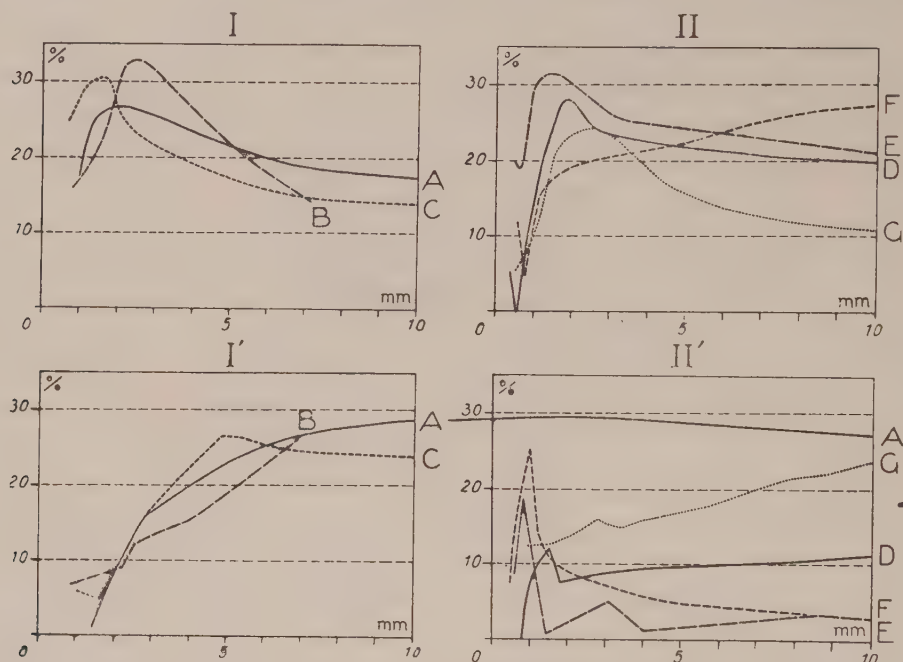


Fig. 24. — Variation ontogénique de la longueur de la région frontale (I et II) et de la longueur de la partie préantennulaire de la glabelle (I' et II'). Reste de la légende : comme pour la figure 21.

région préantennulaire de la glabelle — sur des céphalons de 1 mm à 1,5 mm (fig. 24, II'), — et le maximum de longueur de la région frontale ne survient qu'un peu plus tard (fig. 24, II), au moins chez *Redlichia*, mais un peu plus tôt que chez les *Olenellidæ*.

Jusqu'au maximum de la courbe de la région préantennulaire de la glabelle, le développement est, pour cette dernière, chez *Redlichia* et *Dolerolenus*, nettement tachygénétique par rapport à celui des *Olenellidæ* (courbe beaucoup plus redressée) (fig. 24, II'). Comme pour le complexe préantennaire, on peut admettre que les faibles valeurs qui suivent le maximum sont à inscrire au compte de la néoténie.

Chez *Paradoxides*, il n'existe pas de phase tachygénétique initiale, et la longueur de la région glabellaire préantennulaire croît à peu près régulièrement.

Comme pour le complexe préantennaire, on peut envisager deux types théoriques de néoténisation de la région préantennulaire chez les *Redlichioidea* ou leurs descendants. Dans le cas où la partie de la courbe située à droite du maximum est ascendante (fig. 24 D, E), le développement d'une tendance néoténique aura pour effet de provoquer — toutes choses demeurant égales par ailleurs — une régression. Au contraire, si cette portion de la courbe est descendante (fig. 24 F), il y aura amplification de la région glabellaire préantennulaire — c'est précisément ce que l'on observe chez *Kingaspis* (fig. 69), *Redlichioide* évolué du Géorgien supérieur, — avec comme conséquence possible le développement simultané des plèvres préantennulaires. Cette éventualité est d'ailleurs limitée dans le temps, puisqu'elle est liée à la présence d'un maximum sur la courbe de croissance et que celui-ci tend à disparaître rapidement au cours de l'évolution. Lorsque ce maximum a cessé d'exister, la courbe est constamment ascendante et la néoténie ne peut produire qu'une régression des territoires antérieurs de la glabelle. Mais le processus inverse — ou gérontomorphique — aura par contre pour effet de déterminer leur amplification : c'est probablement ce qui se passe chez les *Proetoidae* évolués (*Phillipsiidae*, fig. 182, 6, 8).

d. NÉOTÉNISATION DE LA GLABELLE.

— L'évolution ontogénique de la glabelle se fait — sauf exceptions sur lesquelles nous reviendrons plus loin, — à partir de formes élargies en avant (*protaspis*), vers des formes élargies en arrière, c'est-à-dire coniques ou subconiques (*meraspis* et *holaspis*), en passant par un stade subcylindrique (fig. 25, B à D), d'où l'idée émise par C. E. Beecher (1897) et reprise par bon nombre d'auteurs, que, *puisque* l'évolution des Trilobites doit obéir à la loi de recapitulation, les glabelles dilatées en avant — ou subcylindriques — caractérisent les Trilobites primitifs.

En fait, l'évolution phylogénique de la glabelle se fait statistiquement

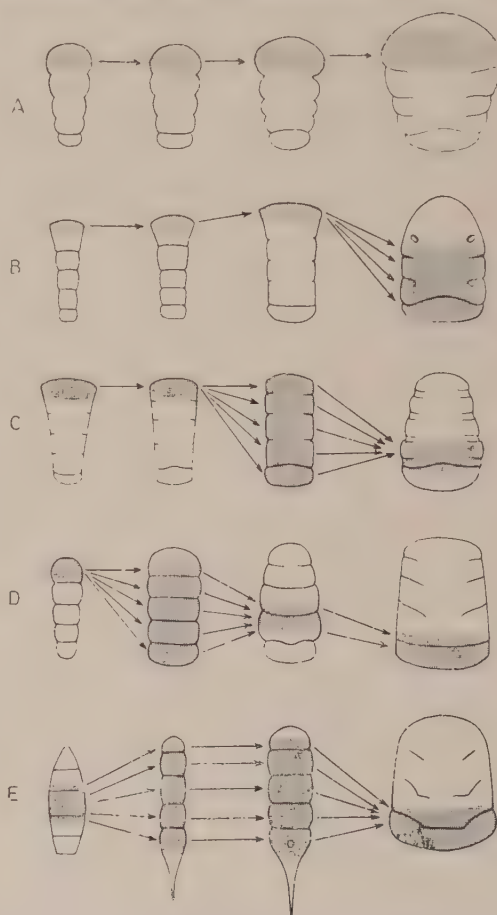


Fig. 25. — Schémas des variations de forme de la glabelle pendant l'ontogénèse.

A, *Dalmanitina* ; B, *Pseudocybele* ; C, *Sao* ; D, *Olenus* ; E, *Peltura*. En grisé : zone de croissance maxima ; elle subit une migration dont le sens est indiqué par les flèches et qui conditionne les diverses formes successives.

en sens inverse. Les glabelles coniques prédominent au Cambrien et les glabelles dilatées en avant après le Cambrien, surtout chez les *Proparia* (fig. 26). Il n'y a

donc pas évolution suivant un processus hœckelien, mais au contraire tendance à la néoténie.

Fait digne d'être noté, le phénomène est déjà net au début du Cambrien, à un moment où il n'existe encore que peu de familles en présence et où il est facile de suivre leur évolution. Chez les *Redlichioïdæ*, par exemple, au Cambrien inférieur environ les trois quarts des genres ont des glabelles subconiques ; la proportion s'inverse au Cambrien moyen. On saisit même le passage d'un genre à glabelle subconique (*Saukianda*) à un genre à glabelle dilatée en avant (*Longianda*) (P. Hupé, 1952 b). Chez les *Olenellidæ* du Maroc, les glabelles sont toujours subconiques dans les zones inférieures du Géorgien et tendent à perdre cette forme par la suite (P. Hupé, 1952 b). Chez les *Corynexochoidæ*, si l'on met à part les *Dorypygidæ*, dont il sera question plus loin (p. 41), on observe en gros une évolution comparable : les seules familles à glabelle parfois subcylindrique prennent naissance dans le Cambrien inférieur (*Zacanthoididæ*) ou sont de l'Acadien basal (*Albertellidæ*). Les autres familles acadiennes montrent une glabelle dilatée en avant.

Il est remarquable — et il faut voir là une preuve de cette néoténisation de la glabelle — 1° que les *Proparia*, qui sont à d'autres égards des néoténiques partiels (voir p. 28), montrent en grande majorité des glabelles cylindriques ou dilatées en avant (fig. 26) ; 2° que la réduction évolutive du nombre des segments thoraciques, signalée déjà par P.-E. Raymond (1920 c) et elle-même évidemment pædomorphique, affecte particulièrement les formes à glabelle cylindrique ou dilatée en avant (fig. 27).

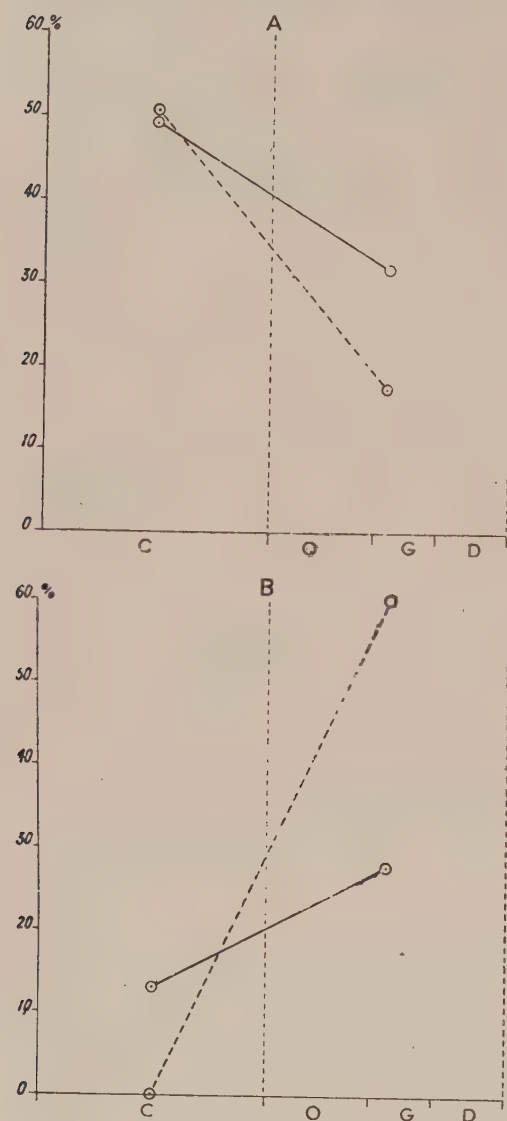


Fig. 26. — Évolution statistique de la forme de la glabelle.

A, glabelles subconiques ; B, glabelles dilatées en avant. En abscisses : temps absolu (C, Cambrien ; O, Ordovicien ; G, Gothlandien ; D, Dévonien). En ordonnées : pourcentage des genres. Courbe en trait plein : *Opistoparia* ; en tireté : *Proparia* (d'après P. Hupé, 1950).

La pædomorphose peut aussi avoir pour effet de faire apparaître chez les adultes des glabelles subovales. Celles-ci se manifestent en effet œnogénéti-

quement au cours de l'ontogénèse, pendant le stade meraspis, chez diverses formes cambriennes, par exemple *Meteoraspis* (Cambrien supérieur ; C. Lochman, 1944), *Olenus gibbosus* (T. Strand, 1927), *Paradoxides spinosus* (= *Hydrocephalus carens*, J. Barrande, 1852 ; = *Paradoxides inflatus*, J. Barrande, 1852 ; Cambrien moyen), *Solenopleura robbii* (G. F. Matthew, 1888 ; Cambrien moyen). Ou bien elles

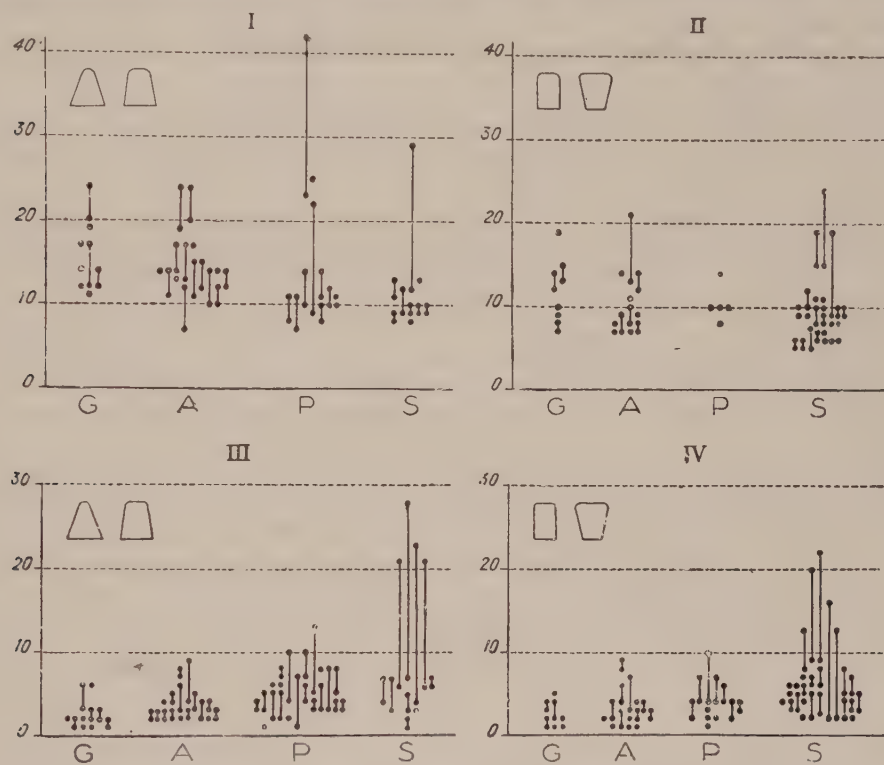


Fig. 27. — Variation du nombre des segments thoraciques et pygidiaux chez les Trilobites *Polymera* pendant le Cambrien et le Silurien (Ordovicien-Gothlandien).

En abscisses : époque (G, Géorgien ; A, Acadien ; P, Potsdamien ; S, Silurien). En ordonnées : nombre de segments dans une famille donnée ; chaque famille est représentée soit par un point si le nombre de segments considérés y est constant, soit par un trait si le nombre de segments y est variable. I, nombre de segments thoraciques dans les familles à glabellule subconique ; II, nombre de segments thoraciques dans les familles à glabellule cylindrique ou dilatée en avant ; III, nombre de segments pygidiaux dans les familles à glabellule subconique ; IV, nombre de segments pygidiaux dans les familles à glabellule cylindrique ou dilatée en avant.

succèdent à un stade ontogénique à glabellule subcylindrique et peuvent être suivies par un stade holaspis à glabellule subconique (*Olenus*), ou bien la forme ovale s'atténue pour donner soit une glabellule ovale-conique (*Meteoraspis*, *Solenopleura*), soit une glabellule dilatée seulement en avant (*Paradoxides*). Étant donné que la forme ovale ou subovale de la glabellule est originellement larvaire, sa persistance chez les adultes dans diverses familles, en particulier chez les *Dorypygidæ* et les *Solenopleuridæ*, relève certainement de la néoténie (P. Hupé, 1953 c).

La déviation évolutive. — Comme nous l'avons vu, la déviation consiste dans l'apparition, chez certaines larves et à un certain moment de la phylogénèse, d'un caractère nouveau — morphologique ou physiologique — qui s'incorpore définitivement à l'ontogénèse, de telle sorte que les descendants adultes diffèrent des ancêtres adultes. Il n'y a donc pas, comme dans les cas relevant de la gérontomorphose, l'adjonction d'un caractère nouveau à la *fin* de l'ontogénèse, mais une déviation précoce relativement au chemin suivi par le développement individuel des ancêtres.

D'ailleurs, comme le remarque C. R. de Beer (1930, 1933), la déviation est difficile à distinguer de la simple coenogénèse au sens hœckelien — censée être sans conséquences évolutives, — car elle n'en diffère probablement que par le temps pendant lequel agissent les facteurs internes qui conditionnent la variation nouvellement apparue, et ce temps dépend lui-même de l'intensité et de la capacité de ces facteurs. De sorte qu'un caractère peut passer pour coenogénétique — c'est-à-dire purement larvaire — jusqu'au moment où les facteurs internes qui règlent son développement acquièrent une force suffisante pour lui permettre d'affecter la totalité de l'ontogénèse et, par conséquent, d'apparaître chez l'adulte.

Mais inversement, on peut aussi imaginer un amoindrissement des facteurs internes en question, de telle sorte que le caractère coenogénétique, devenu évolutif, n'arrive cependant plus à se développer que pendant une durée de plus en plus réduite de l'ontogénèse. Pour le caractère en question, de progressive qu'elle était d'abord, l'évolution sera devenue régressive et l'adulte des descendants reviendra, en apparence du moins, au type ancestral.

Pour simplifier, nous distinguerons ici deux types de déviations, celles qui portent sur des caractères morphologiques et celles qui correspondent à une modification de facteurs physiologiques — étant bien entendu que les premières sont essentiellement dépendantes des secondes.

a. Caractères morphologiques. — On peut considérer comme une véritable déviation l'acquisition, vers le Cambrien moyen, de la possibilité, pour les *Opisthoparia*, de localiser le point ω de leur suture faciale en avant de l'angle génal au début de l'ontogénèse (voir p. 30). On ne connaît pas en effet de transition entre le cas où ω reste obligatoirement situé au bord postérieur du céphalon (*Redlichioïdæ*) et celui où il occupe une position plus antérieure (*Ptychoparioïdæ*). Et il ne s'agit pas là d'une simple coenogénèse, puisque l'acquisition de cette possibilité a eu des conséquences énormes, en permettant l'avènement des innombrables *Proparia*.

L'apparition de glabelles ovales ou conico-ovales au cours de la phase meraspis, à certains moments de la phylogénèse (voir p. 41), doit être considérée aussi comme une déviation évolutive. Comme dans le cas précédent, elle n'est, semble-

t-il, parvenue à agir sur la phylogénèse que grâce à l'intervention d'un facteur de retardement. Il est en effet remarquable que, d'une part, les glabelles ovales ou subovales caractérisent la famille des *Dorypygidæ*, appartenant elle-même à la superfamille des *Corynexochoidæ* qui, par la forme de leur glabellle — généralement dilatée en avant — et la relative réduction du nombre de leurs segments thoraciques, est nettement affectée de néoténie partielle; que, d'autre part, les glabelles ovales ou subovales se rencontrent dans la superfamille des *Solenopleuroidæ* — qu'elles servent en partie à définir — dont l'ornementation tuberculée est essentiellement un caractère de *Proparia*, donc de néoténie partiel.

Comme je l'ai signalé ailleurs (P. Hupé, 1952 b; 1953 b, c), l'acquisition de régions frontales allongées, si elle relève de la néoténie pour des allongements assez modérés, doit par contre, en ce qui concerne les cas d'hypertélie, être interprétée comme une déviation, puisque, chez les larves, sa longueur ne dépasse jamais beaucoup 30 p. 100 de la longueur du céphalon (fig. 24), alors que, dans les cas d'allongement excessif, elle peut atteindre et même dépasser 50 p. 100 (*Pterocephalia*).

β. *Caractères physiologiques.* — Si l'on compare le développement ontogénique du corps ou de certaines de ses parties chez divers

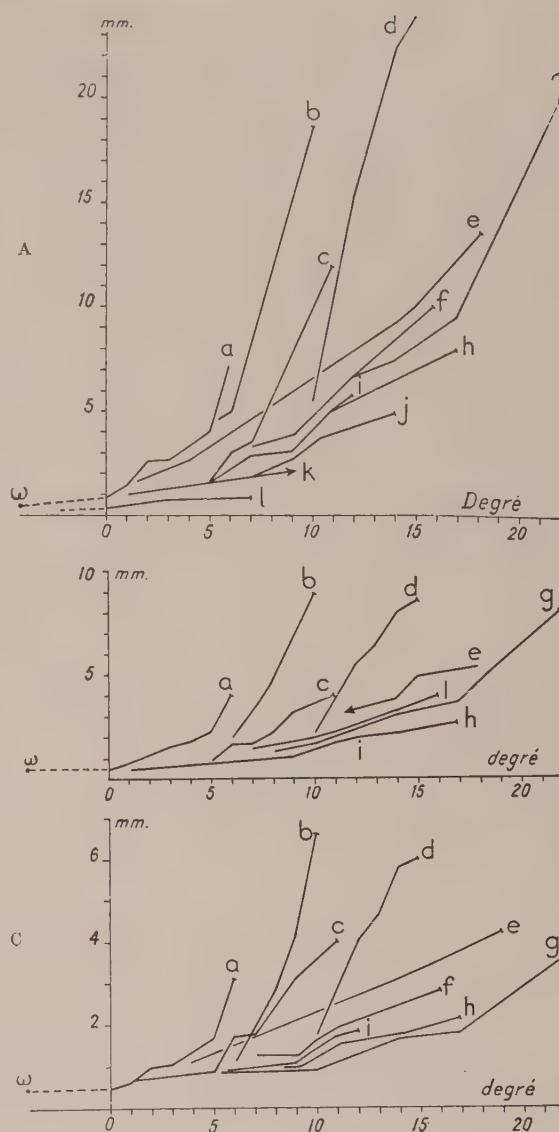


Fig. 28. — Croissance en longueur en fonction de la segmentation chez le meraspis.

En abscisses : degré du meraspis (= nombre de segments thoraciques) ; en ordonnées : longueur en millimètres. A, longueur totale du corps ; B, longueur du céphalon ; C, longueur de la glabellle.

ω, protaspis ; a, *Onnia ornata* (Sternb.), Ordovicien ; b, *Decoroproetus decorus* (Barr.), Ordovicien ; c, *Dalmanitina socialis* (Barr.), Ordovicien ; d, *Otarion burmeisteri* Corda, Gothlandien ; e, *Paradoxides pinus* Holm, Acadien ; f, *Agraulos ceticephalus* (Barr.), Acadien ; g, *Aulacopleura konincki* (Barr.), Gothlandien ; h, *Sao hirsuta* Barr., Acadien ; i, *Leptoplastus salteri* Callaway, Tremadoc ; j, *Pædumias transitans* Walc., Géorgien ; k, *Redlichia intermediata* Lu, Géorgien ; l, *Shumardia pusilla* Sars, Trémadoc (d'après P. Hupé, 1953 b).

Trilobites s'échelonnant du Cambrien inférieur au Silurien, on constate (P. Hupé, 1953 *b*) que la courbe de leur allongement subit une évolution en fonction du temps. D'une façon générale, à égalité du nombre de segments chez le meraspis, l'allongement absolu est d'autant plus grand — c'est-à-dire plus rapide — qu'il s'agit d'une forme plus récente (fig. 28).

Les exceptions correspondent soit à des formes demeurées archaïques comme *Aulacopleura* (croissance ralentie), soit à des formes partiellement très évoluées comme *Paradoxides* (croissance accélérée).

On ne peut guère échapper à l'impression que ces diverses courbes de croissance résultent de la déviation — au sens propre — d'une ou quelques courbes fondamentales. Leurs changements de direction matérialisent très bien la déviation — au sens évolutif — et montrent que, d'abord faible chez la plupart des formes cambriennes, celle-ci devient rapide, pour ainsi dire abrupte, chez les formes évoluées du Silurien. Le changement s'opère d'ailleurs à peu près de façon identique chez les *Opistoparia* (*Proetus*, *Otarion*) et chez les *Proparia* (*Dalmanitina*).

Il est intéressant de noter que *Onnia*, qui appartient aux *Trinucleoidæ*, — c'est-à-dire aux *Hypoparia* de C. E. Beecher —, et devrait avoir de ce fait, si l'on admettait le schéma évolutif de ce dernier (1), un type primitif de croissance, montre au contraire une courbe extrêmement évoluée.

Les courbes en question indiquent, en outre, que la déviation se manifeste dans l'ensemble de plus en plus tôt, sur des meraspis de plus en plus jeunes. Essentiellement coenogénétique, elle est donc, de surcroît, affectée par un processus néoténique.

II. — LA GÉRONTOMORPHOSE CHEZ LES TRILOBITES

Pour C. R. de Geer (1930, 1933), on peut désigner sous le nom de gérontomorphose le cas où un caractère qui est présent ou qui fait son apparition dans le **stade adulte** d'un ancêtre peut apparaître dans l'ontogénèse du descendant :

a. Dans le stade adulte, d'où les différences qui marquent les individus et les races ; c'est la *variation adulte* ;

b. Dans le même stade, mais qui n'est plus le stade adulte, parce que le nouveau stade adulte a été relativement retardé : d'où un « dépassement » des ontogénèses précédentes, ou *hypermorphose*, permettant au descendant d'ajouter des caractères au stade adulte de l'ancêtre (dépassement) ;

c. Dans le jeune stade, d'où l'apparition précoce du caractère ancestral ; c'est l'*accélération* due à un accroissement de la vitesse d'action des facteurs qui conditionnent le caractère en question.

(1) Ou un schéma analogue, quoique fondé sur des considérations différentes, publié par L. Störmer (L. Störmer, 1942, fig. 18).

La gérontomorphose ne peut être phylogénétiquement innovante que si elle s'accompagne d'une déviation mais, contrairement à ce qui a lieu en ce qui concerne la pædomorphose (p. 42), la déviation se produit ici, par définition, au terme de l'ontogénèse. Ce n'est que dans les cas d'accélération du développement (cas *c*) qu'elle peut, mais de façon secondaire, intéresser les jeunes stades.

On imagine en effet aisément qu'un caractère nouveau, apparu à un certain moment chez un adulte par variation adulte ou hypermorphose, puisse passer, s'il se déclenche ultérieurement une accélération, dans les stades juvéniles des descendants. D'un point de vue évolutif, les trois cas distingués par C. R. de Geer ne s'opposent donc pas radicalement et, en ce qui concerne les Trilobites, leur distinction n'est pas toujours facile. La cause en est que les caractères gérontomorphiques, obéissant à la loi de recapitulation, ne se manifestent vraiment que chez des formes déjà très évoluées ; or, comme nous l'avons vu (p. 26), l'ontogénèse de ces formes est en général mal connue.

On peut grouper au moins provisoirement sous deux chefs les caractères relevant de la gérontomorphose.

A. Variation adulte et hypermorphose. — On peut considérer comme variation adulte ou hypermorphose toute manifestation d'un caractère qui ne se trouve ni chez les larves d'aucun Trilobite, ni chez aucun adulte de formes plus anciennes, — ou encore toute modification d'un caractère déjà existant dans la lignée, si cette modification se fait, soit suivant le processus d'accélération, soit incontestablement dans le sens d'un dépassement des ontogénèses connues.

a. SUR LE CÉPHALON. — On peut considérer comme relevant de l'hypermorphose, chez des formes primitives comme les *Redlichioïdæ*, d'abord la disparition des sillons translabellaires (caractéristiques des larves), puis leur remplacement par des sillons obliques vers l'arrière, délimitant parfois des lobes basaux. Cette évolution gérontomorphique est particulièrement nette chez les formes du Cambrien inférieur du Maroc (P. Hupé, 1952 *b*).

Doivent être considérés comme gérontomorphiques : la réduction excessive des fixigènes chez certaines formes post-cambriennes (*Cyclopygidæ*, *Remopleurididæ*) et le développement hypertélique des yeux qui l'accompagne ; la régression, puis la disparition des crêtes oculaires dans la plupart des groupes ; la régression des pointes intergénéales chez les *Opistoparia*, y compris les *Olenellides* ; la régression des épines occipitales ; la migration, évaluée statistiquement, du point ω de la suture faciale en direction de la glabelle chez les *Opistoparia* (P. Hupé, 1950).

Il en va de même pour l'approfondissement du sillon dorsal le long de la glabelle. Ce caractère apparaît, en fin d'ontogénèse, chez certains *Redlichioïdæ* (*Pruvostina*) du milieu du Cambrien inférieur ; encore sporadique à la fin de la même période (*Termierella*), il devient la règle chez les *Ptychopariidæ* du Cambrien moyen, descendants à peu près certains des *Redlichioïdæ* (P. Hupé, 1952 *b*).

b. SUR LE THORAX. — L'élargissement phylogénique du rachis thoracique est trop connu pour que nous y insistions. P.-E. Raymond (1920 c) en donne des exemples. Il se vérifie statistiquement. C'est ainsi que, mesurée au niveau de l'anneau occipital, la largeur du rachis passe de 22 p. 100 de celle du céphalon au Cambrien à 32 p. 100 au Siluro-Dévonien. Aucune larve ne montre de tels chiffres et le processus est donc bien gérontomorphique. Il se montre particulièrement net dans certains groupes (*Homalonotidæ*, *Illænidæ*) où le rachis devient extrêmement large; il n'est pas statistiquement apparent dans d'autres (*Asaphus*, *Megalaspis*, etc.).

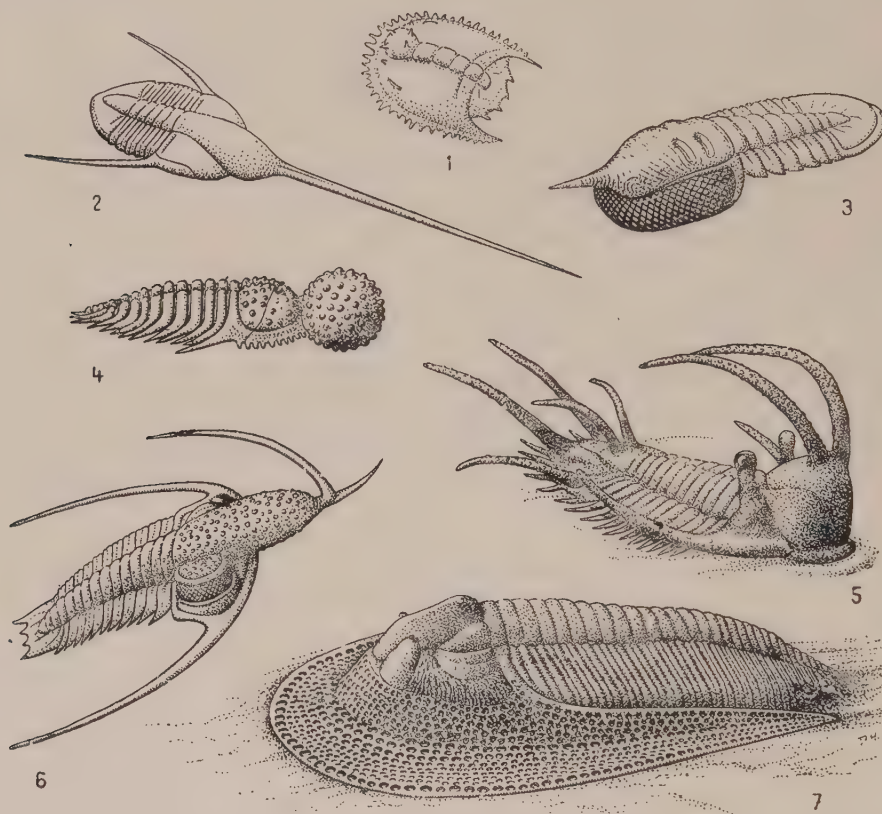


Fig. 29. — Exemples de Trilobites évolués montrant une forte gibbosité glabellaire ou une ornementation excessive.

1, larve d'*Acantholoma tuberculata* Conrad, Gothlandien ($\times 20$ environ); 2, *Lonchodomas drummuckensis* Rud, Ordovicien ($\times 1$); 3, *Symphyhops armatus* Barrande, Ordovicien ($\times 1,5$ environ); 4, *Staurocephalus muchisoni* Barrande, Gothlandien ($\times 1,5$ environ); 5, *Ceratarges armatus* Goldfuss, Dévonien moyen ($\times 2$ environ); 6, *Teratohynchus bicornis* Reed, Ordovicien ($\times 3$ environ); 7, *Paraharpes hornei* Reed, Ordovicien ($\times 3$ environ). (En partie reconstitués d'après J. Barrande, C. E. Beecher, F. R. C. Reed, R. et E. Richter.)

c. LISSITÉ ET GIBBOSITÉ GLABELLAIRE. — La lissité, c'est-à-dire l'atténuation ou la disparition du relief de la glabella et du rachis thoracique et pygidial, est incontestablement gérontomorphique. Elle apparaît tardivement, aussi bien pendant l'ontogénèse (voir par exemple le développement de *Dipleura dekayi*,

C. A. Cooper, 1935, et d'*Isotelus gigas*, P.-E. Raymond, 1914 b) qu'au cours de la phylogénèse, à toutes les époques et dans les groupes les plus divers : chez les *Redlichioïdæ* avec *Kingaspis* (Cambrien inférieur), *Mesetaia*, *Hartshillia* et *Hartshillina* (Cambrien moyen), chez les *Illænuridæ*, les *Kingstoniidæ* et les *Tsinaniidæ* au Cambrien supérieur, chez certains *Asaphoidæ* (*Asaphidæ*, *Nileidæ*), *Scutelloïdæ* (*Illænidæ*), *Proetoidæ* (*Typhloproetus*) au Siluro-Dévonien, aussi bien que chez les Agnostides et les Eodiscides.

La gibbosité glabellaire (fig. 29, 2, 4, 5, 6) est inconnue chez les larves. Elle est exceptionnelle au Cambrien supérieur (*Matania*, *Onchonotopsis*), mais elle devient fréquente au Silurien. Les formes gibbeuses dérivent certainement de formes à glabella normale (fig. 30). La gibbosité peut devenir excessive (fig. 29, 2, 4, 6) et s'accompagne fréquemment d'un fort développement de l'ornementation.

L'évolution vers la lissité ou la gibbosité paraît irréversible. La lissité est, semble-t-il, plus répandue chez les *Opistoparia* ; la gibbosité glabellaire, par contre, affecte de préférence les *Proparia* (*Cheiruridæ*, en particulier les *Staurocephalinæ* ; *Encrinuridæ*, *Phacopidæ*).

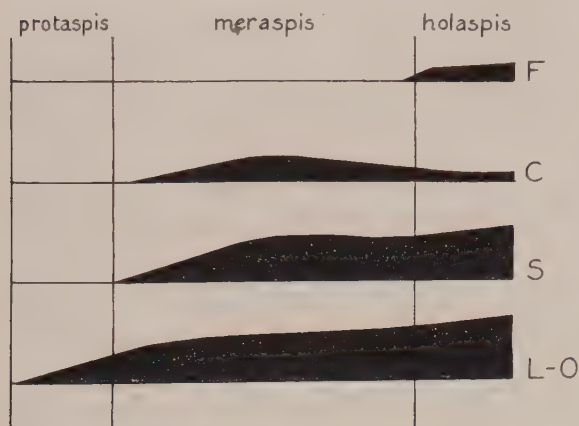


Fig. 31. — Courbes schématiques de l'évolution ontogénique de l'ornementation.

F, certains *Olenellidæ* (*Fallotaspis*, *Daguinaspis*), Cambrien inférieur ; C, *Calymene*, Ordovicien ; S, *Sao*, Cambrien moyen ; L-O, *Lichadoidæ* et *Odontopleuroïdæ*, Ordovicien à Dévonien.

(F, d'après les données de C. D. Walcott, 1910, et P. Hupé, 1952 b ; C, d'après les données de H. B. Whittington, 1941 b ; S, d'après les figures de J. Barrande, 1852 ; L-O, d'après C. E. Beecher, 1895 b.)

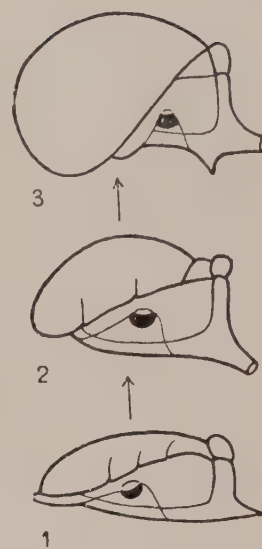


Fig. 30. — Acquisition de la gibbosité glabellaire chez les *Cheiruridæ* Ordoviens.

1, *Eccoptochile claviger* Beyrich ; 2, *Actinopeltis globosus* Barrande ; 3, *Sphaerocoryphe granulatus* Angelin. Les trois céphalons vus de profil.

B. Variation par accélération. —

Le meilleur exemple de ce type de gérontomorphose est fourni par le développement de l'ornementation, car, apparue en fin d'ontogénèse chez les *Olenellidæ* du Cambrien inférieur, elle tend à envahir des stades de plus en plus précoces de l'ontogénèse chez les formes plus récentes (fig. 31).

Elle se manifeste, dès le stade meraspis, chez *Sao* (Cambrien moyen) et chez *Calymene* (Ordovicien) (1).

(1) *Calymene*, bien qu'étant un genre post-cambrien, a gardé beaucoup de caractères assez primitifs, ptychoparoides.

Elle gagne le stade protaspis chez les *Lichadoidæ* et les *Odontopleuroidæ* (fig. 32).

Le développement de l'ornementation semble réglé par le jeu de facteurs internes dont la puissance peut varier au cours d'une même ontogénèse, comme chez *Calymene* où l'ornementation passe par un maximum au cours du stade meraspis (H. B. Whittington, 1941 b). On peut donc imaginer des cas limites où, présente chez la larve, l'ornementation manquerait chez l'adulte par suite de

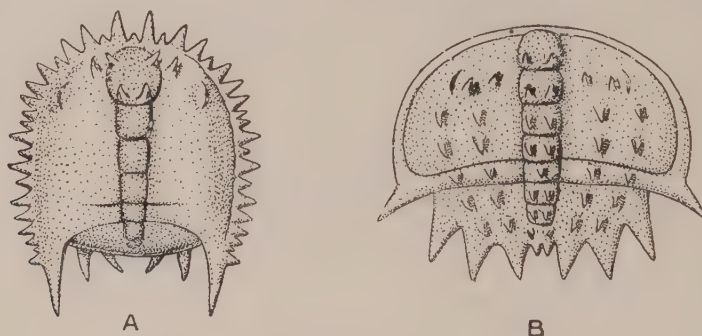


Fig. 32. — Metaprotaspis fortement ornés.

A, *Acantholoma tuberculata* Conrad, Dévonien inférieur, Amérique du Nord ; B, *Trochurus* (*Corydocephalus consanguineus* Clarke, Dévonien inférieur, Amérique du Nord ($\times 30$ environ) (d'après C. E. Beecher).

l'inhibition des facteurs en question. Une telle inhibition n'existe certainement pas chez beaucoup de Trilobites siluro-dévonien où, selon l'expression de J. M. Clarke, apparaît une profusion d' « extravagances dermiques » (fig. 29, 202, 204, etc.).

III. — RAPPORTS DE LA PÆDOMORPHOSE ET DE LA GÉRONTOMORPHOSE CHEZ LES TRILOBITES

Si la pædomorphose et la gérontomorphose régnaient chacune exclusivement sur une ou plusieurs lignées, le travail du systématique s'en trouverait grandement facilité.

Il n'en est malheureusement pas ainsi. Non seulement, comme le suggérait C. R. de Geer, l'évolution peut se présenter, au moins pour certains caractères, comme une alternance de périodes de gérontomorphose prédominante et de crises de pædomorphose, mais, tout au long de la longue histoire des Trilobites, les deux phénomènes se trouvent étroitement intriqués. Nous allons en donner quelques exemples.

L'une des tendances pædomorphiques les plus nettes consiste dans la réduction statistique du nombre des segments thoraciques (fig. 27). Or cette tendance coexiste avec la tendance incontestablement gérontomorphique à l'élargissement du rachis.

Chez les *Homalonotidæ* qui, par leur suture gonatopariale (en réalité morpho-

logiquement propariale), s'avèrent comme étant fortement pædomorphiques, l'élargissement gérontomorphique du rachis est poussé à son maximum (fig. 214, 215. Il l'est d'ailleurs autant chez les *Illænidæ* dont la suture faciale, de type opistoparal, a échappé à la néoténie, mais dont la glabelle dilatée en avant (lorsqu'elle est visible) et le nombre relativement réduit des segments thoraciques (8-10) attestent une pædomorphose plus accentuée que chez les Homalonotides, dont la glabelle est restée subconique et le nombre de segments thoraciques relativement élevé (13).

Le développement ontogénique de l'épine occipitale chez *Peltura scarabæoides* (C. Poulsen, 1923), *Leptoplastus salteri* (F. Raw, 1925) et *Redlichia chinensis* (T. Kobayashi et F. Kato, 1951), montre qu'elle constitue, fondamentalement, un caractère de meraspis. Chez *Redlichia* (Cambrien inférieur), son apparition, relativement tardive, se produit quand la longueur du céphalon dépasse 1,5 mm ; elle est bien développée sur le céphalon de 4,6 mm, mais disparaît chez l'holaspis (fig. 18). Chez *Peltura* (Cambrien supérieur) (fig. 16), l'épine occipitale apparaît sur le céphalon de moins de 1 mm, subsiste sur le céphalon de 2,5 mm et disparaît chez l'holaspis (céphalon de 5 mm). Chez *Leptoplastus* (Trémadoc) (fig. 151), l'apparition de l'épine occipitale est encore plus précoce (céphalon de 0,5 mm) ; elle est alors très longue et subira ultérieurement une réduction, mais elle subsistera chez l'holaspis (céphalon de 10 mm). De ce qui précède, il semble résulter : 1° que l'apparition de la pointe occipitale, caractère cœnogénétique, devient de plus en plus précoce du Cambrien inférieur au Silurien ; 2° qu'elle tend à subsister jusqu'au stade adulte. La première tendance est tachy-génétique et relève de la gérontomorphose, la seconde est pædogénétique.

Si l'on examine maintenant d'un point de vue statistique la fréquence des épines occipitales du Cambrien inférieur au Dévonien (fig. 33), on constate que la tendance néoténique (manifestation du caractère larvaire chez l'adulte), d'abord importante au Cambrien inférieur et surtout au Cambrien moyen (principalement chez les *Corynexochoidæ*, par ailleurs déjà néoténiques partiels), rétrocede ensuite devant la tendance gérontomorphique (disparition des épines chez les adultes) qui devient exclusive au

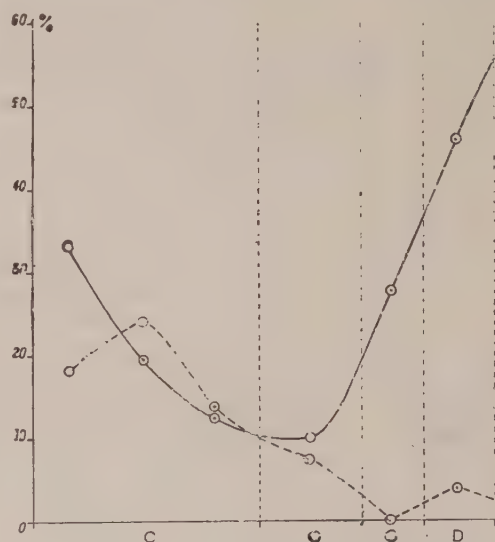


Fig. 33. — Fréquence des tubercules occipitaux (trait plein) et des épines occipitales (trait interrompu).

En abscisses : temps absolu ; C, Cambrien ; O, Ordovicien ; G, Gothlandien ; D, Dévonien. En ordonnées : pourcentage des genres possédant ces ornements par rapport à l'ensemble des genres de la période considérée.

Gothlandien. Une nouvelle poussée de pædomorphose, d'ailleurs faible et sans lendemain, se manifeste à nouveau au Dévonien.

Les tubercules occipitaux évoluent statistiquement de façon comparable aux épines occipitales (fig. 33), mais ils paraissent plus sensibles à l'action des deux tendances opposées. Très fréquents au Cambrien inférieur, ils deviennent rapi-

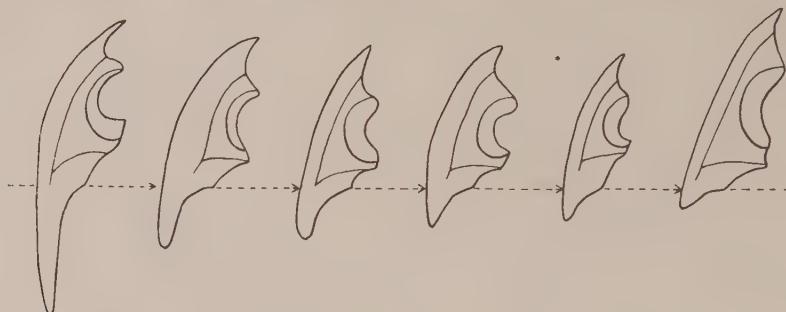


Fig. 34. — Évolution de la pointe génale chez les espèces américaines du genre *Diomopyge* (inspiré de J. M. Weller, 1937).

dement plus rares jusqu'à l'Ordovicien et brusquement plus fréquents ensuite.

Les pointes génales *s. str.* (librigénales) sont peu ou pas développées sur les protaspis et, de façon générale, leur taille augmente pendant l'ontogénèse, au moins jusqu'au début du stade holaspis. Le nombre de genres pourvus de pointes

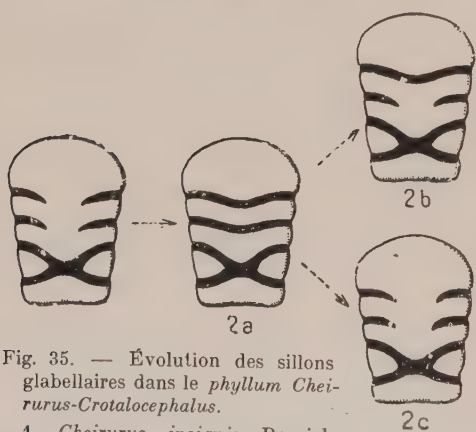


Fig. 35. — Évolution des sillons glabellaires dans le phylum *Cheirurus-Crotalocephalus*.

1, *Cheirurus insignis* Beyrich, Gothlandien, Bohême ; 2, *Crotalocephalus gibbus* Beyrich, Bohême ; a, glabella normale, Éodévonien (étage f) et Mésodévonien (étages $g\alpha_1$ et $g\alpha_2$) ; b, c, glabelles anormales avec retour partiel ou total au type ancestral, Mésodévonien ($g\gamma_1$ et $g\gamma_2$) (inspiré de F. Prantl).

génales reste à peu près constant (85 p. 100 des genres au Cambrien, 81 p. 100 ensuite). Or, dans certains cas particuliers, l'évolution se fait incontestablement dans le sens d'une réduction (fig. 34), c'est-à-dire qu'elle est pædomorphique. Il en résulte forcément que, dans d'autres cas, l'évolution est gérontomorphique, ce qu'atteste d'ailleurs l'existence d'espèces à pointes génales hypertéliques. Celles-ci ne rencontrent à toutes les époques, par exemple : Cambrien inférieur (*Fallotaspis*), Cambrien moyen (fig. 144), Cambrien supérieur (fig. 149), Silurien (fig. 191, 13), Dévonien (fig. 240), mais elles sont exceptionnelles chez les *Proparia* (fig. 221, 8).

Les pointes fixigénales (en partie inter-génales *auct.*), relativement fréquentes chez les *Opisthoparia* au Cambrien inférieur (certains *Olenellidæ*) (fig. 51, 1, 4, 5), plus rares au Cambrien moyen (certains *Zacanthoididæ*) (fig. 86, 1, 2), disparaissent par la suite. Il s'agit d'une géron-

tomorphose, puisque ces pointes sont typiquement des attributs larvaires. Or elles réapparaissent sporadiquement au Dévonien (fig. 12), évidemment par pædomorphose.

Pour les sillons glabellaires, la tendance évolutive est, nous l'avons vu (p. 103), à devenir discontinus. On comprend que chez les *Proparia*, qui sont plus ou moins fortement néoténiques, on puisse voir réapparaître par pædomorphose des sillons transglabellaires (fig. 35, 2 a). Mais ceux-ci peuvent disparaître à nouveau (fig. 35, 2 b, 2 c) par un processus gérontomorphique.

Je pense qu'on pourrait multiplier les exemples de ces cas d'alternance ou de conjonction de deux tendances évolutives inverses. Il nous reste maintenant à voir ce qui s'en dégage de positif au regard d'une classification naturelle des Trilobites.

IV. — PRINCIPES DE CLASSIFICATION

Comme je l'ai déjà indiqué (p. 25), la seule subdivision rationnelle de la classe des Trilobites en grands groupes ayant, si l'on veut, la valeur d'ordres, consiste à choisir, si elles existent, d'une part, les formes où la tendance pædomorphique est poussée à son maximum et, d'autre part, celles où la tendance gérontomorphique se manifeste davantage.

L'ensemble constitué par les Eodiscides et les Agnostides semble bien rentrer dans la première de ces deux catégories. De tous les Trilobites, ils ont le plus petit nombre de segments thoraciques (2-3) et ressemblent ainsi aux très jeunes meraspis des autres groupes. Les seuls genres qui s'en rapprochent le plus (*Tonkinella*, *Vanuxemella*, certains *Trinucleoidæ*) ont cinq segments au thorax. Il y a donc là un hiatus des plus nets.

D'autre part, la suture faciale des Eodiscides, — lorsqu'elle existe, — est, comme nous l'avons vu, de type *proparia* ; ainsi ont-ils réalisé, dès le Cambrien inférieur, une forme suturale que les autres Trilobites ne réaliseront que plus tard, à la suite d'une déviation pædomorphique qui n'affecte d'abord que la larve (p. 42).

On peut donc considérer les Eodiscides — et leurs descendants, les Agnostides, — comme un groupe homogène, ayant très précocement montré une néoténie accentuée et s'étant développé ensuite dans une direction très particulière où la gérontomorphose s'exprime souvent de façon spéciale. Les Agnostides, par exemple, perdent en général leurs sillons glabellaires, sauf celui qui sépare le lobe frontal du reste de la glabelle (fig. 45), par un processus inconnu, mais qui a dû être assez proche de celui qui conduit — tératologiquement — le *Proparia Crotalocephalus* à conserver ce même sillon (fig. 35, 2 b). Mais ce qui est tératologique chez *Crotalocephalus* représente la règle chez les Agnostides.

Il paraît donc, en définitive, raisonnable de subdiviser, avec O. Jaekel (1909) et F. W. Whitehouse (1936), les Trilobites en deux grands groupes auxquels on peut accorder le rang d'ordre : d'une part, les *Miomera* comprenant les Eodiscides et les Agnostides ; d'autre part, les *Polymera*, comprenant les autres Trilobites.

Il peut sembler, *a priori*, que la même méthode dichotomique pourrait continuer d'être appliquée aux *Polymera*, ce qui conduirait à séparer les *Proparia*, — traditionnellement considérés, depuis la note de C. J. Stubblefield (1936), comme néoténiques, — des *Opistoparia* qui sont censés ne l'être pas.

Mais, outre que les *Proparia* sont, comme nous l'avons vu, extrêmement polymorphes, et que la condition propariale est certainement survenue dans des groupes d'*Opistoparia* très éloignés les uns des autres — ce qui exclut déjà que l'on puisse rassembler les *Proparia* dans un même groupe naturel, — il apparaît certain qu'un ensemble homogène comme les *Corynexochoidæ* (p. 101) est, par beaucoup de caractères, pour le moins aussi « néoténique » que des *Proparia* comme les *Burlingiidæ*, les *Calymenidæ* et les *Homalonotidæ*, surtout si on le compare à ses ascendants redlichioïdes. Il n'y a donc aucune raison sérieuse pour accorder aux modifications pædomorphiques du tracé de la suture faciale une plus grande importance qu'à celles de la glabelle par exemple.

Il va de soi que le maintien d'un groupement aussi hétérogène que les *Hypoparia* est encore moins justifié.

Au total, il ne semble pas que les *Polymera* puissent se subdiviser de façon simple sur la base d'une distinction entre groupes à évolution pædomorphique et groupes à évolution gérontomorphique. Ces deux tendances évolutives sont, nous l'avons vu, les deux principales — sinon les deux seules — à régir la phylogénèse des Trilobites ; elles doivent donc être prises en considération mais, ainsi que nous l'avons vu au chapitre précédent, elles interagissent de façon si complexe — probablement plus complexe

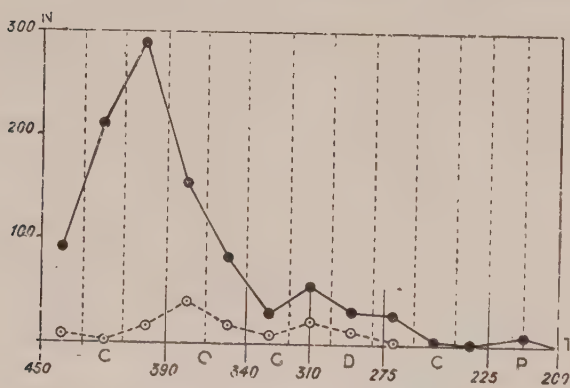


Fig. 36. — Courbe d'apparition des genres de Trilobites.

En abscisses : temps absolu selon Zeuner ; C, Cambrien ; O, Ordovicien ; G, Gothlandien ; D, Dévonien ; C, Carbonifère ; P, Permien. En ordonnées : nombre de genres (statistique arrêtée à l'année 1952). En trait plein, *Opistoparia* ; en tireté, *Proparia*.

encore que des recherches encore trop fragmentaires ne le laissent apercevoir — qu'il vaut mieux renoncer à établir de trop grandes subdivisions. La superfamille me semble à la limite de la capacité permise.

Pour le Cambrien inférieur, où la diversification de la souche initiale est à la fois complexe mais facile à suivre, il n'y a pas intérêt à multiplier les super-

familles, même si les termes extrêmes de la phylogénèse sont aussi dissemblables qu'une *Redlichia* (fig. 58) et un *Myopsolenus* (fig. 72).

Pour les genres plus récents, émanés plus ou moins directement des *Redlichioidea* et buissonnant ensuite pour leur propre compte, l'établissement de groupements plus restreints semble s'imposer si, dans le rapide surgissement des formes nouvelles (fig. 36), on désire dégager des ensembles de formes plus spécialement apparentées et évoluant plus ou moins de conserve. Et même en multipliant le nombre des unités taxonomiques de rang mineur, on n'est d'ailleurs pas sûr, dans l'état actuel des connaissances, de ne pas juxtaposer des formes d'origine différente que l'évolution parallèle rend homéomorphiques.

C'est pour la définition de tels ensembles que les diverses modalités de l'évolution, soit gérontomorphique, soit pædomorphique, devront être envisagées. Mais il n'y a là que des cas particuliers, et chacun d'eux devra être examiné en son temps dans la partie systématique de ce mémoire.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

La classification des Trilobites, telle qu'elle est exposée dans les pages qui suivent, est à quelques détails près celle qui a été donnée dans le *Traité de Paléontologie français* (P. Hupé, 1953 c), mais elle comporte en outre, avec l'énumération de quelques caractères différentiels des genres et la figuration de beaucoup de ces derniers, des développements de nature à justifier les subdivisions nouvelles (superfamilles, familles, sous-familles) éventuellement adoptées.

Les superfamilles, familles, sous-familles et genres désignés comme nouveaux (*nov.*) ont été créés en 1953, soit dans le *Traité de Paléontologie* (dans ce cas, la désignation *nov.* a été conservée ici), soit dans le présent mémoire, qui n'est que le prolongement du *Traité*.

Terminologie descriptive. — La terminologie utilisée est celle qui a été proposée dans le *Traité de Paléontologie français* (P. Hupé, 1953 c), mais complétée. Je donne simplement ici les principales figures schématiques relatives au céphalon et au pygidium ; elles comportent la désignation des parties essentielles (fig. 37 et 38). Le lecteur pourra trouver l'équivalent en allemand de ces termes dans l'ouvrage de R. Richter (1912) sur le genre *Dechenella*, et l'équivalent en anglais dans la note publiée en 1947 par B. F. Howell, F. A. Frederickson, C. Lochman, G. O. Raasch et F. Rasetti sur la « Terminologie servant à décrire les Trilobites cambriens ».

On appelle lobe pseudo-frontal la partie antérieure de la glabelle, quand celle-ci englobe le lobe frontal et un ou plusieurs segments postoraux.

On désigne sous le nom de bande parafrontale une crête étroite qui enve-

loppe le contour externe du lobe frontal et constitue un prolongement des lobes oculaires (fig. 70, 4 ; fig. 72, 6, 8, 10).

Le sillon pseudopalpébral traverse obliquement le lobe oculaire de certains *Redlichoidæ* (fig. 59) ; il part un peu en avant du sillon le plus antérieur de la glabelle et aboutit à l'extrémité proximale de la suture préoculaire.

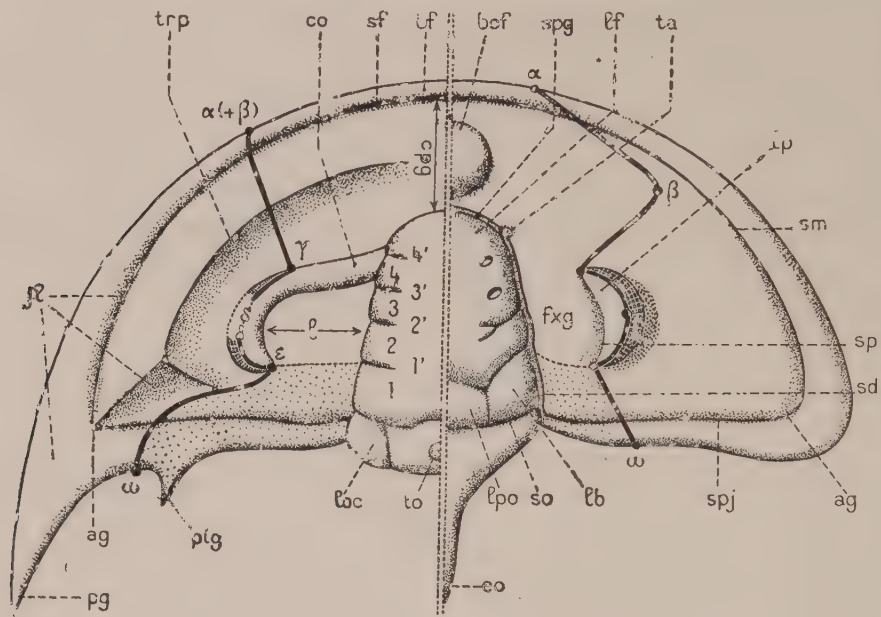


Fig. 37. — Nomenclature du céphalon.

ag, angle génal ; bf, bourrelet frontal ; bof, bosse frontale ; co, crête ou ligne oculaire ; cpg, champ ou aire pré-glabbellaire ; eo, épine occipitale ; fxg, fixigène ; jl, joue libre ou librigène ; l, largeur du fixigène ; lb, lobe basal ; lf, lobe frontal de la glabelle ; loc, lobule occipital ; lp, lobe palpébral ; lpo, lobe préoccipital ; pg, pointe génale ; plg, pointe intergénale ; sd, sillon dorsal ; sf, sillon frontal ; sm, sillon marginal ; so, sillon occipital ; sp, sillon palpébral ; spg, sillon préglabbellaire ; spj, sillon postérieur de la joue ; ta, trou antérieur ; to, tubercule occipital ; trp, tropidia ; $\alpha-\omega$, tracé de la suture faciale ; $\omega\varepsilon$, branche postérieure ; $\varepsilon\gamma$, tronçon périoculaire ; δ , point de convexité maxima du tronçon périoculaire ; $\gamma\beta$, branche antérieure ; β , point d'inflexion de la suture préoculaire ; 1-4, lobes glabellaires ; 1'-4', sillons glabellaires. Le limbe postéro-latéral est figuré en ponctué.

N. B. — Morphologiquement, les segments glabellaires doivent être numérotés d'avant en arrière (3 de la figure 37 devient 1 ; 2 devient 2 ; 4 devient 3 et l'anneau occipital devient 4). (Voir fig. 46).

La bosse fixigénale est une protubérance du fixigène située à hauteur du lobe préoccipital de la glabelle ; elle domine le sillon du limbe postéro-latéral (fig. 60, 1, 2, 4, 5, 6, 7) et semble en partie homologue de la crête fixigénale des *Olenellidæ* (fig. 46).

Les sutures préoculaires sont dites divergentes (ou prodivergentes) quand l'angle qu'elles forment est ouvert vers l'avant. Elles sont transverses lorsqu'elles sont à peu près perpendiculaires à l'axe du corps, et rétrodivergentes quand l'angle qu'elles forment est ouvert vers l'arrière.

Les yeux peuvent être antérieurs (c'est-à-dire situés à hauteur de l'extrémité antérieure de la glabelle, ou plus en avant), semi-antérieurs (entre le milieu et

l'extrémité antérieure de la glabelle), médians (à hauteur du milieu de la glabelle), submédians (s'ils sont un peu en avant ou un peu en arrière de ce milieu), semi-

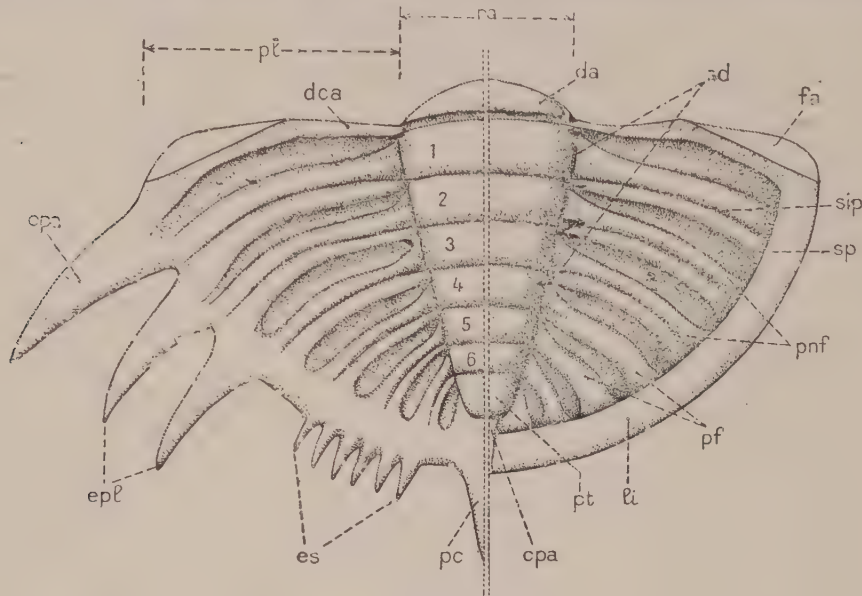


Fig. 38. — Nomenclature du pygidium.

cpa, crête post-axiale ; *da*, demi-anneau artulaire ; *dca*, demi-côte artulaire ; *epa*, épine pleurale antérieure ; *cpl*, épines pleurales latérales ; *es*, épines secondaires ou ornementales ; *fa*, facette artulaire ; *li*, limbe ou bordure ; *pc*, pointe caudale ; *pf*, plèvres fusionnées ; *pl*, plèvre ; *pnf*, plèvres non fusionnées ; *pt*, pièce terminale ; *ra*, rachis ou axis ; *sd*, sillon dorsal ; *sip*, sillon interpleural ; *sp*, sillon pleural ; 1 à 6, anneaux axiaux.

postérieurs (s'ils se situent à un niveau compris entre le milieu de la glabelle et le sillon occipital), postérieurs (s'ils sont à peu près à hauteur du lobe préoccipital ou plus en arrière).

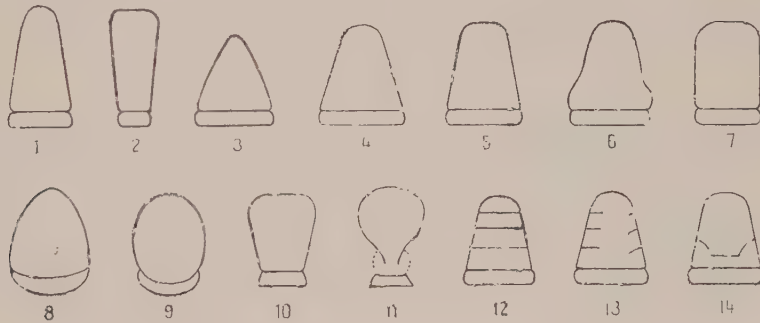


Fig. 39. — Formes diverses de la glabelle.

1-2, allongées ; 3, conique ; 4, subconique ; 5, troncatocanique ; 6, urcéolée ; 7, subquadrangulaire ; 8, subovale ; 9, ovale ; 10, dilatée en avant ; 11, piriforme ; 12, à sillons continus (ou transglabellaires) ; 13, à sillons discontinus (transverses à gauche, obliques à droite) ; 14, à sillon postérieur tripartite. La glabelle est dite bien ou mal contournée suivant que son contour est net ou flou.

La glabelle comprend tout le renflement axial du céphalon (du lobe frontal à l'anneau occipital inclus).

On appelle bosse ou dépression préglabellaires un renflement ou un creux (arrondi ou allongé, soit longitudinalement, soit transversalement) situé entre la glabelle et le bourrelet frontal. On désigne sous le nom de protubérance interne un renflement du bourrelet frontal (fig. 114, 2) pointant vers la glabelle.

Les *rugæ* sont de petits sillons rectilignes à disposition radiale, ornementant

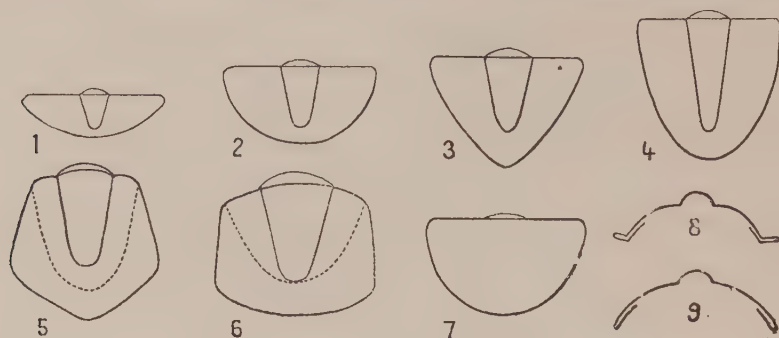


Fig. 40. — Formes diverses du pygidium.

1, transverse ; 2, semi-circulaire ; 3, subtriangulaire ; 4, semi-ovale ou parabolique ; 5, pentagonal (*Kirkella*) ; 6, subquadrangulaire (*Ptyocephalus*) ; 7, lisse ; 8, section transversale d'un pygidium bordé ; 9, section d'un pygidium non bordé.

diverses parties du pourtour céphalique (fig. 41, 4, 9 ; 42). Les *punctæ* sont des dépressions de petite taille, espacées régulièrement dans le sillon frontal (fig. 147, 1, 3).

Figuration. — Les espèces figurées correspondent aux génotypes ou, exceptionnellement, à une forme très voisine.

Les genres marqués d'un astérisque (*) sont représentés plus ou moins complètement sur les figures mentionnées, soit à la fin de la diagnose de la famille ou de la sous-famille, soit à la fin de leur propre diagnose.

La plupart des figures sont de la main de l'auteur.

Terminologie stratigraphique. — La nomenclature stratigraphique adoptée ici est celle qui est utilisée en France : *Géorgien* : synonyme de Cambrien inférieur ; — *Acadien* : synonyme de Cambrien moyen ; — *Potsdamien* : synonyme de Cambrien supérieur ; — *Trémadoc* : base de l'Ordovicien ; *Silurien* = Ordovicien + Gothlandien ; — *Gothlandien*, synonyme de Silurien des auteurs de langue anglaise ; — *Dinantien* : synonyme approximatif de Mississipien.

ORDRE DES *MIOMERA* JAEKEL 1909.

Trilobites de petite taille, à deux-trois segments thoraciques ; les deux boucliers sont sensiblement égaux.

SUPERFAMILLE DES EODISCOIDÆ

(RICHTER 1932, *emend.*)(*Eodiscidea* Richter 1932 *pars*, *Dawsonidea* Kobayashi 1943.)

Deux-trois segments thoraciques. Céphalon et pygidium à peu près égaux, du type trilobitique normal. Glabellle typiquement à trois paires de sillons et un sillon occipital ; anneau occipital généralement net ; épine occipital fréquente ; yeux et suture faciale parfois présents. Pygidium à 5-10 anneaux axiaux. Bourrelet péri-céphalique et péripygidial souvent orné d'une rangée de gros tubercules. Bourrelet péri-céphalique parfois orné de stries radiales (*rugæ*) (fig. 41, 42). — Géorgien surtout, Acadien.

Les sutures céphaliques semblent absentes chez les *Eodiscidæ* (F. Rasetti, 1952 c) et, sans doute, chez les autres familles aveugles. *Pagetia* possède un hypostome (A. Öpik, 1952), et il est probable que ce dernier existait chez les autres *Eodiscoidæ*.

Le développement est connu chez *Microdiscus pulchellus* (Hartt) (G. F. Mathew, 1896). Le *metaprotaspis* de degré 2 mesure un peu plus de 0,5 mm. Son contour est elliptique, presque circulaire ; la région frontale est de longueur nulle ; la glabellle, progressivement dilatée vers l'avant, montre 5 segments.

Famille des Hebediscidæ, KOBAYASHI 1943, *emend.* — Trois segments thoraciques ; yeux présents ; suture gonatopariale (opistopariale ?). Glabellle et rachis pygidial accusés. Limbe frontal aplati ou fortement bombé. Géorgien supérieur (fig. 41) ;

1. **Hebediscus* Whitehouse 1936. Limbe frontal aplati, épine occipitale et sillon occipital absents. Amérique du Nord, Europe, Afrique du Nord. — 2. *Cobboldia* Lermontova 1940. Bourrelet frontal étroit, champ préglabellaire concave, sillon occipital présent. Sibérie, Afrique du Nord. — 3. *Triangulaspis* Lermontova 1940. Limbe frontal très renflé à contour externe anguleux ; une épine occipitale. Sibérie.

Famille des Weymouthiidæ, KOBAYASHI 1943. — Trois segments thoraciques ; yeux parfois présents ; suture propariale ; glabellle et rachis pygidial indistincts. Géorgien (fig. 41).

1. **Delgadoia* Vogdes 1917 (= *Delgadodiscus* Kobayashi 1935). Yeux parfois présents, bourrelet frontal non tuberculé, une épine pygidiale. Portugal. — 2. *Alemtjoia* Delgado 1904 (= *Pagetiellus* Toll 1899). Yeux parfois présents, bourrelet non tuberculé, pas d'épine pygidiale. Portugal. — 3. *Weymouthia* Raymond 1913. Yeux absents, bourrelet tuberculé, épine pygidiale absente. Amérique du Nord, Europe.

Famille des Pagetiidæ, KOBAYASHI 1935. — Deux segments thoraciques ; suture propariale ; yeux toujours présents ; glabellle et rachis pygidial accusés ; bourrelet frontal strié radialement (*rugæ*) ; une épine occipitale. Géorgien, Acadien (fig. 41).

1. *Pagetides* Rasetti 1945. Yeux de longueur moyenne ; bourrelet à striation peu uniforme, peu distincte au centre ; épine pygidiale absente. Géorgien ; Amérique du Nord. — 2. **Pagetia*

Walcott 1916. Yeux petits, striation du bourrelet régulière et distincte au centre, une épine pygidiale postaxiale. Géorgien, Acadien ; Amérique du Nord, Europe, Sibérie, Corée, Australie. — 3. *Pagetina* Lermontova 1940. Très voisin du genre 1, mais bourrelet frontal non strié. Géorgien ; Sibérie.

Famille des Eodiscidæ, RAYMOND 1913. — Trois segments thoraciques ; yeux absents ; glabelle et rachis pygidial accusés. Géorgien, Acadien (fig. 41).

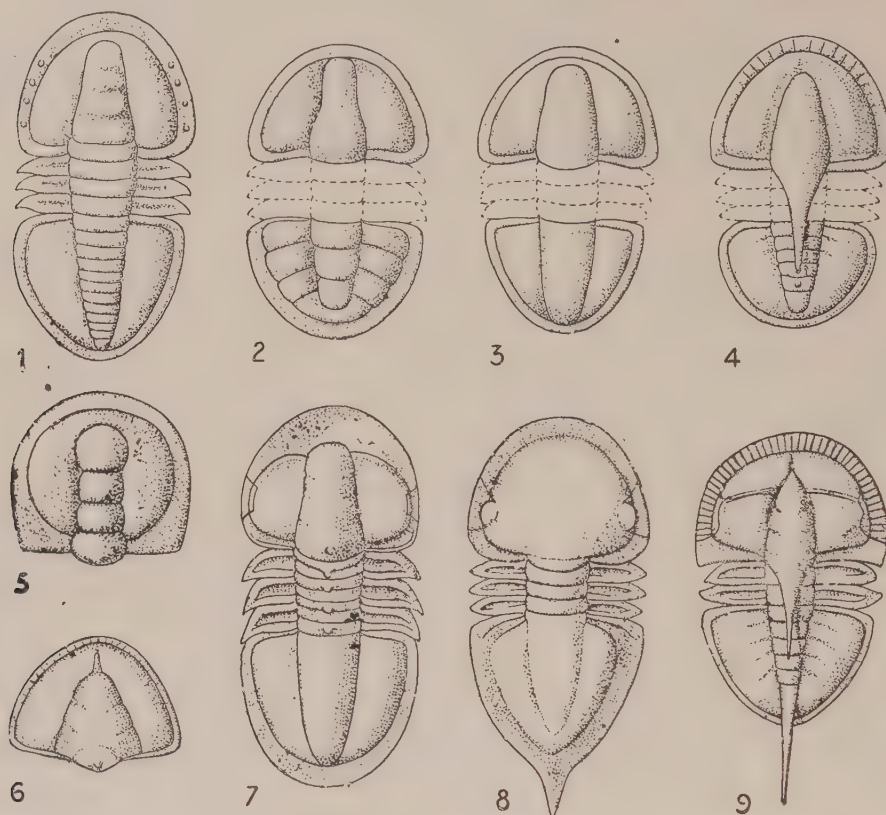


Fig. 41. — Eodiscoidæ.

1, *Serrodiscus speciosus* (Ford), Géorgien, vallée de l'Hudson ($\times 3$) ; 2, *Calodiscus lobatus* (Hall), Géorgien, vallée de l'Hudson ($\times 5$) ; 3, *Cobboldites comleyensis* (Cobbold), Géorgien moyen, Comley ($\times 5$) ; 4, *Spinodiscus convexus* (Walcott), Géorgien supérieur, vallée de l'Hudson ($\times 3$) ; 5, *Brevidiscus troyensis* Kobayashi, Géorgien inférieur, New York ($\times 12$) ; 6, *Deltadiscus præcursor* (Matthew), Acadien inférieur, New Brunswick ($\times 8$) ; 7, *Hebediscus cobboldi* Resser, Géorgien moyen, Comley ($\times 6$) ; 8, *Delgadoia caudata* (Delgado), Géorgien supérieur, Portugal ($\times 6$) ; 9, *Pagetia bootes* Walcott, Acadien, Colombie britannique ($\times 6$).

Sous-famille des Calodicinæ, KOBAYASHI 1943. — Glabelle longue, atteignant le sillon frontal ; bourrelet frontal céphalique et pygidial lisse ; épine occipitale absente.

1. **Calodiscus* Howell 1935. Glabelle non sillonnée ; anneaux axiaux et sillons pleuraux accusés sur le pygidium ; épine occipitale absente. Géorgien ; Europe, Amérique du Nord. — 2. **Cobboldites* Kobayashi 1943. Sillons glabellaires et axiaux du pygidium obsolètes, côtes pygidiales et épine occipitale absentes. Géorgien, Acadien ; Europe, Amérique du Nord.

Sous-famille des Eodiscinæ, KOBAYASHI 1943. Bourrelet céphalique et pygidial orné d'une

rangée de gros tubercules ; glabelle longue, mais n'atteignant pas le sillon frontal ; épine occipitale très courte ou absente.

1. *Eodiscus* Matthew 1896. Épine occipitale très courte ; pointe génale présente, courte ; glabelle et lobes pleuraux du pygidium lisses, rachis pygidial à nombreux anneaux. Géorgien, Acadien ; Amérique du Nord. — 2. * *Serrodiscus* R. et E. Richter 1941 (= *Paradiscus* Kobayashi 1943). Comme 1, mais épines occipitale et génale absentes. Géorgien ; Europe, Amérique du Nord.

Sous-famille des *Spinodiscinae*, KOBAYASHI 1943. — Une forte épine occipitale ; glabelle longue.

1. * *Spinodiscus* Kobayashi 1943. Glabelle conique, s'arrêtant assez loin du sillon frontal, lobes pleuraux du pygidium lisses. Géorgien, Acadien ; Europe, Amérique du Nord. — 2. *Metadiscus* Kobayashi 1943. Glabelle atteignant presque le sillon frontal, côtes pleurales du pygidium accusées. Acadien ; province atlantique, Inde, Corée, Australie.

Sous-famille des *Brevidiscinae*, KOBAYASHI 1943. — Semblables à *Calodiscus*, mais glabelle plus courte ; une lunule frontale déprimée ; sillons glabellaires transverses parfois présents.

1. * *Brevidiscus* Kobayashi 1943 (= *Calodiscus* Howell ?). Géorgien ; Amérique du Nord, Europe, Maroc.

Famille des *Dawsoniidae*, RESSER 1937. — Deux segments thoraciques ; yeux absents ; bourrelet céphalique et pygidial crénelé. Acadien ; New Brunswick.

1. *Dawsonia* Hartt 1863. Glabelle longue, atteignant le sillon frontal, pygidium costulé. — 2. * *Deltadiscus* Kobayashi 1943. Glabelle courte, triangulaire ; un sillon préglabellaire axial.

Famille des *Aulacodiscidae*, nov. — Formes de passage des *Eodiscoidae* aux *Agnostoidae*. Glabelle subdivisée, comme chez les *Agnostoidae* typiques, en un lobe frontal nettement séparé du reste, qui constitue le lobe principal ; ce dernier subdivisé en trois lobes à peine marqués, sauf l'« occipital » qui est plus net ; une épine occipitale. Joues fortement bombées portant chacune un tubercule oculaire, avec indication de crête oculaire, mais sans suture faciale ; sillon dorsal profond ; bordure céphalique ornée de *rugæ* comme chez les *Pagetiidae*. Pygidium comme *Spinodiscus* (fig. 42).

1. * *Aulacodiscus* Westergård 1936. Acadien supérieur ; Suède.

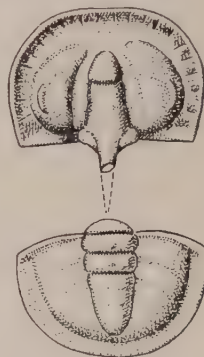


Fig. 42. — *Eodiscoidae* (*AULACODISCIDAE*).

Aulacodiscus bilobatus Westergård ; Cambrien moyen (sommet), Östergötland, Suède (× 10).

SUPERFAMILLE DES AGNOSTOIDÆ

(SALTER 1862, *emend.*)

Deux segments thoraciques. Céphalon et pygidium à peu près égaux. Toujours aveugles. Glabelle exceptionnellement à cinq lobes ; anneau occipital généralement régressé ; obsolescence des sillons glabellaires fréquente, sauf pour le plus antérieur (sillon transverse) qui subsiste le plus souvent et sépare la partie postérieure de la glabelle (lobe principal) du lobe frontal. Lobe frontal souvent peu

saillant, parfois complètement indistinct et confondu avec le champ préglabellulaire. Axis pygidial de longueur variable, comprenant au maximum trois segments et une pièce terminale. Fréquemment une paire d'épines pygidiales postéro-latérales (fig. 44). Géorgien supérieur à Ordovicien ; Acadien et Potsdamien inférieur surtout.

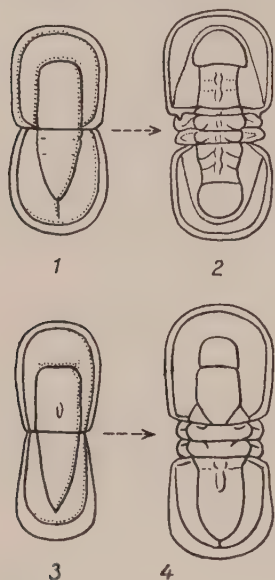


Fig. 43. — Développement des *Agnostoidæ*.

1-2, *Condylopyge rex* Barande; 1, meraspis de degré 0 ($\times 15$); 2, adulte ($\times 4$); 3-4, *Agnostus integer* Beyrich; 3, meraspis de degré 0 ($\times 10$); 4, adulte ($\times 3$) (d'après J. Barande, 1852).

Les sutures céphaliques semblent manquer chez les *Agnostoidæ*, et peut-être aussi l'hypostome (F. Rasetti, 1952 c), à moins que ce dernier n'ait pas été fossilisable.

Le développement est assez bien connu. Le protaspis n'a pas été identifié. Chez les formes à glabellule adulte nette, cette dernière est, chez le meraspis de degré 0, courte, non segmentée, et le lobe frontal est généralement incorporé à la région frontale (fig. 43). Chez les formes lisses, la glabellule est indistincte dès ce stade. Le rachis pygidial est généralement plus court que chez l'adulte. Les deux boucliers sont subégaux.

Les *Agnostoidæ* diffèrent des *Eodiscoidæ* — et des autres Trilobites — par un mode spécial de régression des segments glabellaires. Le segment occipital est ici très étroit ou nul, de sorte que la région qui correspond chez les autres Trilobites aux quatre segments postoraux n'en possède plus ici que trois. En outre, la régression du lobe frontal ne résulte pas d'une réduction progressive comme chez les *Polymera*; il disparaît par simple obsolescence en gardant toujours une superficie et une forme normales (fig. 45). Le rachis pygidial ressemble parfois étrangement à la glabellule; le segment antérieur y est souvent régressé. La spécialisation des *Agnostoidæ* est telle que divers auteurs, en particulier Resser et Howell (1937), Rasetti (1951), en font un ordre à part. On a été jusqu'à les isoler dans une sous-classe spéciale. Mais il semble qu'il existe entre les *Eodiscoidæ*, qui sont des Trilobites incontestables, et les *Agnostoidæ* une parenté qui, selon R. et E. Richter (1941), indiquerait même une descendance des seconds à partir des premiers. Il existe des formes de passage entre les deux (*Aulacodiscidæ*; voir page 59). Les deux superfamilles sont fortement néoténiques, mais les *Agnostoidæ* le sont à un degré plus élevé que les *Eodiscoidæ*; leur tendance à ne pas différencier l'anneau occipital et le lobe frontal de la glabellule les rapproche même des très jeunes *protaspis* des *Polymera*.

La classification des Agnostides reste confuse et contradictoire malgré d'importants travaux récents, dus surtout à Howell (1935 a, 1935 b, 1937, etc.),

Whitehouse (1936), Westergård (1936, 1946), Harrington (1938), Kobayashi (1939). Nous n'en donnerons ici qu'un aperçu basé en partie sur la classification de Howell.

Kobayashi (1939) n'admet que trois familles : les *Condylopygidæ*, les *Agnostidæ* et les *Peronopsidæ*. Westergård (1946) groupe tous les Agnostides dans une seule famille des *Agnostidæ*. Il semble néanmoins qu'il y ait intérêt à subdiviser le groupe davantage, même si les limites des familles et des genres ne sont pas toujours aisées à tracer.

I. — FORMES LISSES (*Lævigati* de Tullberg, 1882)

A SILLONS DORSAUX FAIBLES OU NULS.

Famille des Platagnostidæ, HOWELL 1935. — Glabellle indistincte, sauf parfois à son extrémité postérieure. Pygidium à convexité régulière ; axis distinct, large. Acadien moyen ; Europe.

1. **Platagnostus* Howell 1935 (fig. 44, 45).

Famille des Lejopygidæ, KOBAYASHI 1939. — Rachis étroits faiblement indiqués ; un limbe étroit aux deux boucliers. Acadien moyen ; Europe, Sibérie, Asie. E.

1. *Lejopyge* Corda 1847. — 2. *Cotalagnostus* Whitehouse 1936.

Famille des Phalacromidæ, CORDA 1847. — Boucliers convexes, rachis faiblement indiqués ; limbe céphalique très régressé ou absent ; limbe pygidial large, bien développé. Acadien supérieur.

1. *Phalacroma* Gorda 1847. Lobes occipitaux absents. Amérique du Nord, Europe, Sibérie, Asie E. — 2. *Phoidagnostus* Whitehouse 1936. Lobes occipitaux présents. Europe, Sibérie, Australie. — 3. *Ciceragnostus* Kobayashi 1937. Axis des boucliers limité par un sillon net, visible jusqu'à une certaine distance du bord articulaire. Europe, Sibérie.

Famille des Leiagnostidæ, JAEKEL 1909. — Boucliers convexes ; rachis pygidial faiblement indiqué ; limbes bien développés, surtout le pygidial.

1. *Leiagnostus* Jaekel 1909. Ordovicien moyen ; Europe.

Famille des Sphæragnostidæ, KOBAYASHI 1939. — Limbe absent au céphalon, présent au pygidium ; axis pygidial subsphérique, élevé.

1. *Sphæragnotus* Resser et Howell 1938. Ordovicien ; province nord-atlantique (Québec, Suède, Bohême).

II. — FORMES A LOBE FRONTAL DILATÉ

(PLUS LARGE QUE LE LOBE PRINCIPAL).

Famille des Condylopygidæ, RAYMOND 1913 (= *Mallagnostidæ* Howell 1935). Géorgien, Acadien inférieur et moyen.

1. **Condylopyge* Corda 1847. Lobe glabellaire frontal fortement élargi, triangulaire, semi-circulaire ou circulaire, sans cannelures (fig. 43 à 45). Acadien moyen ; province nord-atlantique.

— 2. **Pleuroctenium* Corda 1847. Lobe frontal aplati, bilobé, parfois orné de larges cannelures radiales (fig. 44, 45). Acadien moyen ; Europe. — 3. *Mallagnostus* Howell 1935. Pygidium seul connu, voisin de celui de 1, mais rachis plus étroit. Géorgien ; E de l'Amérique du Nord.

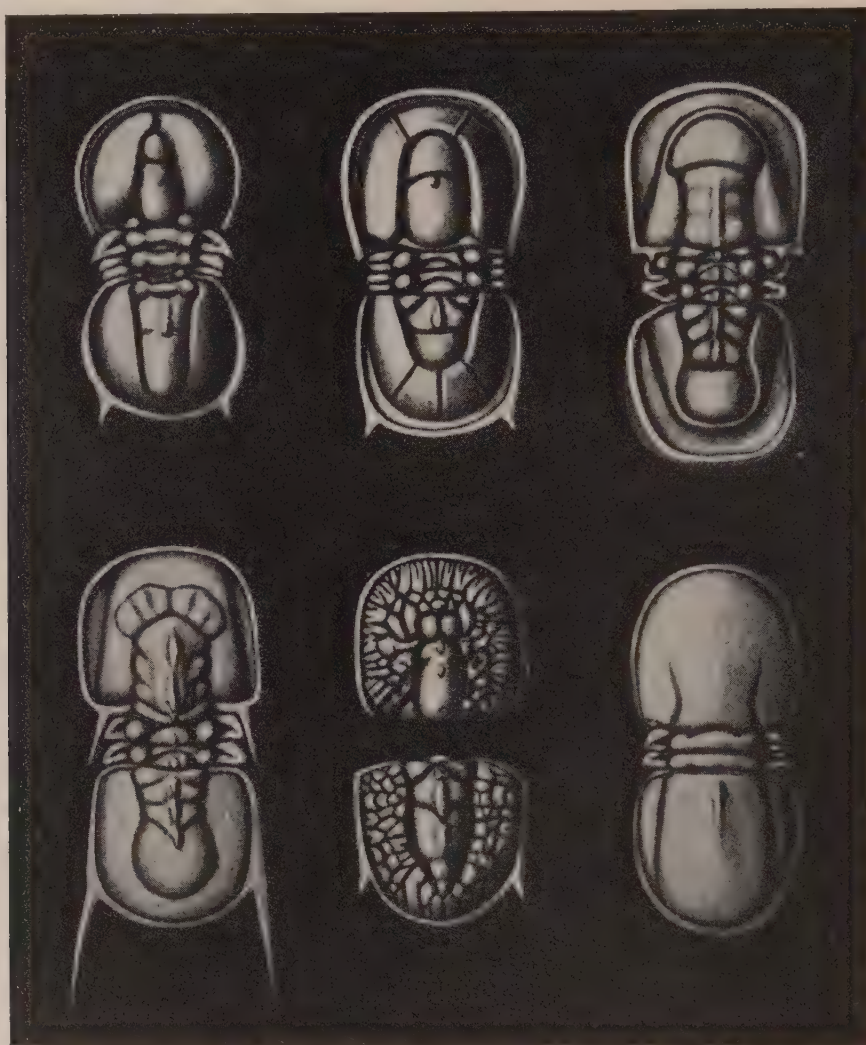


Fig. 44. — Agnostoidæ.

Rangée supérieure, de gauche à droite : *Aagnostus pisiiformis* Linné, Potsdamien basal, Västergötland ($\times 5$) ; *Girvanagnostus girvanensis* Reed, Ordovicien inférieur, Écosse ($\times 5$) ; *Condylopyge rex* Barrande, Acadien, Bohême, ($\times 5$). Rangée inférieure, de gauche à droite : *Pleuroctenium granulatum* Barrande, Acadien, Bohême ($\times 16$) ; *Glyptagnostus reticulatus* (Angelin), Potsdamien, Scanie ($\times 10$) ; *Platagnostus bibullatus* (Barrande), Acadien, Bohême ($\times 14$).

III. — FORMES A LOBE FRONTAL BIPARTITE

(DIVISÉ EN DEUX, PLUS OU MOINS COMPLÈTEMENT, PAR UNE INCISION LONGITUDINALE).

Famille des Diplagnostidæ, WHITEHOUSE 1936. — Un sillon préglabellaire axial ; rachis pygidial pointu à l'extrémité postérieure.

1. **Tomagnostus* Howell 1935. Une incision longitudinale au lobe frontal, limitée à son extrémité antérieure; joues sillonnées radialement. Acadien moyen; province atlantique (fig. 45). — 2. **Diplagnostus* Jaekel 1909. Rachis pygidial long; incision frontale généralement complète; joues plissées. Acadien, Potsdamien inférieur; N.-E. de l'Amérique du Nord, Australie. — 3. *Linguagnostus* Kobayashi 1939. Rachis pygidial court; joues plissées ou non. Acadien; Europe, Sibérie. — 4. **Glyptagnostus* Whitehouse 1936. Lobes pleuraux de la tête et du pygidium intensément réticulés, la réticulation empiétant plus ou moins sur la glabellle et le rachis pygidial. Potsdamien inférieur; Appalaches, Suède, Corée, Australie (fig. 44, 45).

IV. — FORMES A LOBE FRONTAL ENTIER, NON RÉGRESSÉ ;

UN SILLON PRÉGLABELLAIRE AXIAL (fig. 44, 1) ; LOBE FRONTAL BIEN DÉVELOPPÉ ;
GLABELLE PARFOIS QUADRILOBÉE.

Famille des Agnostidæ, McCoy 1849, *emend.* — Glabellle bilobée; lobe frontal arrondi en avant; parfois traces de subdivision du lobe principal; rachis pygidial long, arrondi en arrière; épines pygidiales petites ou absentes.

1. **Agnostus* Brongniart 1822. Rachis pygidial étroit. Acadien supérieur, Potsdamien basal (*A. pisiformis* L.). Amérique du Nord, Europe, Sibérie, Australie (fig. 43 à 45). — 2. *Homagnostus* Howell 1935. Rachis pygidial large, dilaté en arrière. Potsdamien basal, N.-E. de l'Amérique du Nord, Europe, Nouvelle-Zemble, Chine. — 3. *Oidagnostus* Westergård 1946. Voisin de 2 par le lobe axial du pygidium, mais trois épines pygidiales, dont une impaire; lobe frontal de la glabellle court, transverse; joues sillonnées. Acadien; Suède. — 4. *Pseudagnostus* Jaekel 1909. Céphalon et pygidium comme 2, mais partie postérieure du rachis pygidial à peu près obsolète. Potsdamien; Europe, Amérique du Nord.

Famille des Hastagnostidæ, Howell 1937. — Lobe frontal arrondi ou pointu; pièce terminale du pygidium pointue. Glabellle étroite. Rachis pygidial long à deux ou trois segments plus ou moins nets.

1. *Hastagnostus* Howell 1937. Glabellle bilobée, rachis pygidial peu pointu, épines pygidiales absentes. Acadien moyen, N.-E. de l'Amérique du Nord. — 2. **Ceratagnostus* Whitehouse 1939. Rachis pygidial brusquement rétréci en arrière; deux épines pygidiales. Acadien supérieur, Australie (fig. 45). — 3. **Triplagnostus* Howell 1935. Lobe frontal arrondi ou pointu; trois sillons transglabellaires divisant le lobe principal; axis pygidial de longueur moyenne; pièce terminale du pygidium triangulaire; épines pygidiales absentes. Acadien moyen; New Brunswick, Europe (fig. 45). — 4. **Goniagnostus* Howell 1935. Glabellle et pygidium longuement acuminés; traces de trois sillons sur le lobe glabelllaire principal; joues sillonnées; deux épines pygidiales. Acadien moyen; Bassin nord-atlantique (fig. 45). — 5. *Doryagnostus* Westergård 1946. Céphalon comme *Agnostus*, mais rachis pygidial pointu, son extrémité formant une petite aire triangulaire déprimée. Acadien moyen; Suède, Terre-Neuve.

V. — FORMES A LOBE FRONTAL ENTIER, ARRONDI EN AVANT, LE PLUS SOUVENT PEU DISTINCT OU RÉGRESSÉ ; PAS DE SILLON PRÉGLABELLAIRE AXIAL ; GLABELLE AU MAXIMUM BILOBÉE.

Famille des Micraagnostidæ, Howell 1935. — Glabellle nettement bilobée, faiblement ou pas cuminée; pygidium sans épines, à rachis court, nettement segmenté, arrondi à l'arrière; taille généralement très petite. Acadien à Trémadoc.

1. *Micragnostus* Howell 1935. Longueur du rachis pygidial un peu supérieure à la longueur du pygidium. New Brunswick, Europe. — 2. *Anglagnostus* Howell 1935. Rachis pygidial plus court. Europe. — 3. **Girvanagnostus* Reed 1903. Deux crêtes divergeant en avant de la glabelle (fig. 44). Ordovicien inférieur ; Écosse. — 4. *Eodorhachis* Resser 1938. Lobe frontal non acuminé ; rachis pygidial large, long, dilaté et circulaire à son extrémité. Potsdamien ; Amérique du Nord.

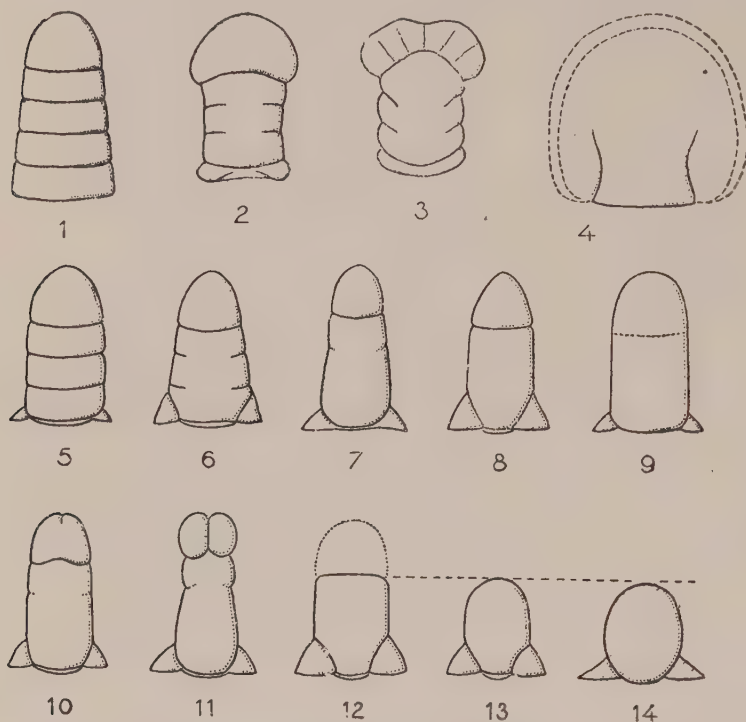


Fig. 45. — **Agnostoidæ**. Radiation évolutive de la glabelle à l'Acadien.

1, glabelle ancestrale hypothétique (Géorgien inférieur ?) ; 2, *Condylomyge* ; 3, *Pleuroctenium* ; 4, *Platagnostus* ; 5, *Triplagnostus* ; 6, *Goniagnostus* ; 7, *Agnostus* ; 8, *Ceratagnostus* ; 9, *Geragnostus* ; 10, *Tomagnostus* ; 11, *Glyptagnostus* ; 12 et 13, *Goniagnostus* ; 14, *Hypagnostus*.

Noter le développement variable des lobes basaux. En 13 et 14, le lobe frontal a disparu et la partie restante de la glabelle (lobe principal) a pris une forme globuleuse.

province nord-atlantique. — 4. *Eoagnostus* Resser et Howell 1937. Voisin de *Spinagnostus* ; lobes basaux absents. Géorgien supérieur ; N. des Appalaches. — 5. *Acadagnostus* Kobayashi 1939. Céphalon voisin de 2, mais glabelle un peu plus courte ; un sillon postaxial au pygidium. Acadien ; New Brunswick.

Famille des Clavagnostidæ, HOWELL 1937. — Glabelle longue, indivise (sillon transverse indistinct) ; rachis pygidial acuminé, atteignant le limbe postérieur ; pointes génales et pygidiales présentes. Acadien supérieur, Potsdamien.

1. *Clavagnostus* Howell 1937. Acadien supérieur. Potsdamien ; province nord-atlantique.

Famille des Geragnostidæ, HOWELL 1935. — Sillons glabellaires transverses faibles, y compris celui qui délimite postérieurement le lobe frontal ; sillons dorsaux parfois faibles ;

Famille des Spinagnostidæ, HOWELL 1935.

— Glabelle bilobée, mais le lobe frontal tend à disparaître et est parfois entièrement indistinct. Rachis pygidial acuminé à sillons peu nets ou indistincts ; une paire d'épines pygidiales.

1. *Spinagnostus* Howell 1935. Lobe frontal obsolète ou disparu, lobes basaux présents ; rachis pygidial lisse de longueur moyenne. Acadien supérieur ; province nord-atlantique. — 2. *Quadragnostus* Howell 1935. Lobe frontal distinct, aussi large que le lobe principal, rachis pygidial long atteignant le limbe. Acadien supérieur ; province nord-atlantique. — 3. *Peronopsis* Corda 1847. Lobe frontal bien marqué, généralement plus étroit que le lobe principal ; rachis pygidial n'atteignant généralement pas le limbe. Acadien ;

rachis pygidial court, trilobé, arrondi en arrière, de longueur moyenne ; deux épines pygidiales.

1. **Geragnostus* Howell 1935. Trémadoc à Ordovicien moyen. Europe (fig. 45).

Famille des Cyclagnostidæ, HOWELL 1937. — Glabellle courte (= lobe frontal entièrement régressé), indivise ; rachis pygidial à sillons faibles ou obsolètes ; boucliers subcirculaires avec ou sans épines. Acadien supérieur.

1. *Cyclagnostus* Howell 1937. Axis pygidial court. Province nord-atlantique. — 2. **Hypagnostus* Jaekel 1909. Axis pygidial long, étroit ; limbes étroits. Europe, Australie (fig. 45). — 3. *Kormagnostus* Resser 1938. Rachis pygidial long, très large, atteignant le limbe ; limbes larges. Géorgien. Amérique du Nord.

Famille des Trinodidæ, HOWELL 1935. — Glabellle courte (= lobe frontal entièrement régressé) ; rachis pygidial très court, bien segmenté.

1. *Trinodus* Howell 1935. Pygidium subquadrangulaire ; lobes basaux très petits. Arenig ; Europe.

ORDRE DES POLYMERA JAEKEL 1909,

Trilobites ayant un nombre de segments thoraciques supérieur à trois ; cinq au minimum.

SUPERFAMILLE DES OLENELLOIDÆ

(POULSEN 1927).

Sous-ordre des *Mesonacida* Swinnerton 1915, *pro parte* ; ordre des *Mesonacida* Poulsen 1927 ; superfamille des *Redlichiidea* R. Richter 1932, *pro parte* ; sous-ordre des *Mesonacida* Kobayashi 1935, *pro parte* ; superfamille des *Harpedacea* Kobayashi 1935, *pro parte* ; ordre des *Olenellida* Resser 1938 ; sous-ordre des *Mesonacida* Whitehouse 1939, *pro parte* ; superfamille des *Olenellidea* R. et E. Richter 1941, *pro parte* ; ordre des *Protoparia* Störmer 1942 et 1949 ; superfamille des *Olenellacea* Henningsmoen 1952 ; superfamille des *Olenelloidæ* Hupé 1952 b.

La liste ci-dessus des noms divers donnés à cette superfamille montre assez les incertitudes des paléontologistes quant à l'importance taxonomique qu'il faut lui attribuer (1).

Poulsen (1927), le premier, la considéra comme un groupe à part, formé de la seule famille des *Mesonacidæ* (= *Olenellidæ*). Un certain nombre d'auteurs : Resser (1938), Störmer (1942, 1949), Henningmoen (1951), Hupé (1952 b), adoptent le point de vue de Poulsen, mais en accordant à ce petit groupe de formes géorgiennes une valeur taxonomique variant entre l'Ordre à la Superfamille. Il semble vraisemblablement que les *Olenelloidæ* représentent simplement un rameau parallèle aux *Redlichiodæ* (R. Richter, 1932 a), dérivant de *Redlichiidæ* primitifs

(1) Les considérations générales qui suivent sont extraites à peu près textuellement de P. Hupé (1952 c).

hypothétiques (= précambriens) à sutures préoculaires divergentes fonctionnelles (Hupé, 1952 *b*).

Quelle que soit la position adoptée, les caractères des *Olenellidæ* et des *Dagui-naspidæ* sont assez particuliers pour que ces deux familles soient groupées dans un ensemble commun.

Elles se caractérisent en particulier : 1° par l'ankylose de la suture faciale, à laquelle correspondent des crêtes linéaires, les lignes oculaires (1) antérieure et

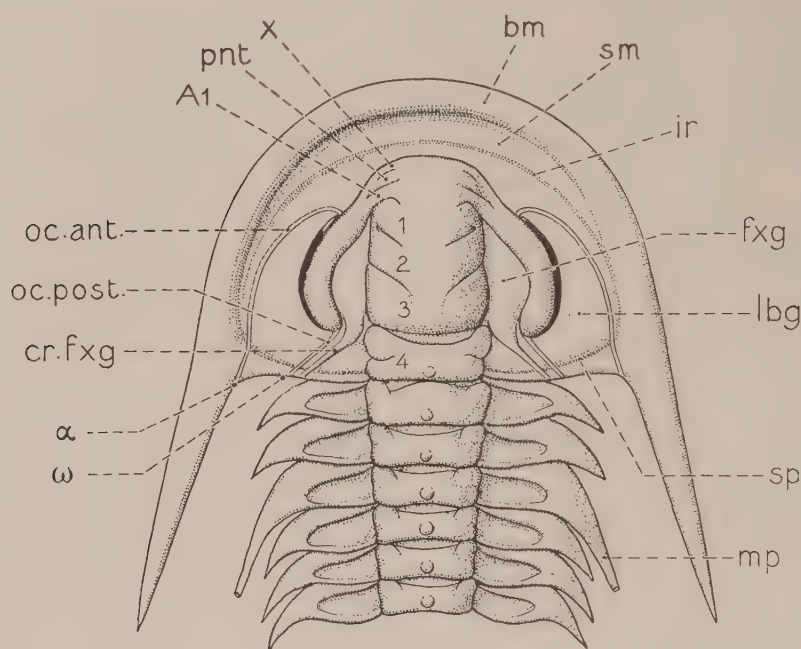


Fig. 46. — Nomenclature des diverses parties de la carapace dorsale chez les *Olenellidæ* (*Fallotaspis tazemmourtensis*).

$\alpha-\omega$, extrémités de la suture faciale ankylosée. Segments glabellaires : *x*, segment *x* ; *pnt*, segment préantennaire (= préantennulaire) ; *A1*, segment antennulaire ; 1 à 4, segments postoraux ; *bm*, bourrelet marginal ou péricéphalique ; *cr. fxg*, crête fixigénale ; *fxg*, fixigène ; *ir*, impression du bord postérieur du rostrum ; *lb g*, librigène ; *mp*, macroplèvre ; *oc. ant.*, ligne oculaire antérieure ; *oc. post.*, ligne oculaire postérieure ; *sm*, sillon marginal ; *sp*, sillon postérieur (d'après P. Hupé).

postérieure ; 2° par le tracé fortement rétrodivergent de la suture préoculaire qui, chez *Fallotaspis*, atteint le bord postérieur du céphalon dans l'angle génal (α , fig. 46, 47) ; 3° par l'absence typique d'un véritable sillon périglabellaire ; 4° par la continuité entre les crêtes oculaires (*ocular ridges*) et la partie frontale (= préorale) de la glabelle, dont elles sont une expansion latérale plus ou moins directe ;

(1) Ce terme, appliqué par Störmer (1942) à la branche antérieure, peut être étendu à la branche postérieure (Hupé, 1952), bien qu'il prête à confusion, puisque beaucoup d'auteurs désignent de la sorte les crêtes oculaires (*ocular ridges*). Whitehouse (1939) propose le terme de *facial line*.

5° par la très grande taille du rostrum, qui constitue une plaque en forme de croissant (fig. 47) dont les pointes atteignent presque l'angle génal ; 6° par la présence fréquente d'un segment macropleural (le 3^e) sur le thorax (fig. 48, 1 ; 51, 1, 2) ; 7° par la fréquente subdivision du thorax en deux régions différant par le développement relatif des plèvres : en avant, un *prothorax* à plèvres normales et portant occasionnellement une paire de macroplèvres ; en arrière, un *postthorax* à plèvres plus réduites ou nulles (1) (fig. 48, 1, 2 ; 51, 1, 2, 3, 6) ; 8° par la petite taille du pygidium, réduit à 1 et, peut-être dans certains cas, à quelques segments (fig. 52).

Rostrum et sutures. — On ne reviendra pas ici sur les discussions auxquelles ont donné lieu les sutures des *Olenellidæ* et en particulier sur la signification accordée jusqu'ici aux lignes oculaires. On en trouvera un résumé dans l'important mémoire de L. Störmer (1942).

On peut admettre comme évidente l'opinion de F. Raw (1925, 1936, 1937) qui les considère comme représentant la suture faciale ankylosée, en qualifiant de *métaparial* ce tracé particulier où la branche antérieure (= ligne oculaire antérieure) se dirige vers l'angle génal. Néanmoins, jusqu'ici, la preuve n'était pas faite que la suture préoculaire atteint *effectivement* l'angle génal, et un doute pouvait subsister quant au tracé de son extrémité distale ; on pouvait songer en particulier à un tracé rappelant celui de *Pteroparia* (Richter, 1913) et *Hypothetica* (Ross, 1951). L'extrémité de la ligne préoculaire aurait, dans ce cas, obliqué vers l'avant pour atteindre le bord du céphalon *en avant* de la pointe génale.

Certaines espèces anciennes du genre *Fallotaspis* [(*F. tazemmourtsensis* (fig. 46) et *F. longispina* (fig. 48)] permettent de lever ce doute. Dans ces deux espèces, la ligne oculaire antérieure atteint effectivement l'angle génal *à la base interne de la pointe génale*.

Contrairement à la supposition émise par divers auteurs, la ligne oculaire antérieure ne peut pas correspondre à une impression, sur la carapace dorsale, du bord postérieur du rostrum, car cette impression est nettement visible *en avant* et *à l'extérieur* de la ligne oculaire (fig. 46). Le tracé de l'ensemble des deux lignes oculaires n'est d'ailleurs pas superposable à celui du bord postérieur du rostrum (fig. 47).

En résumé, la ressemblance entre le tracé métaparial de la suture des *Olenellidæ* et celui de Trilobites postcambriens comme *Pteroparia* (Richter, 1913), *Hypothetica* (Ross, 1951) et *Entomaspis* (Rasetti, 1952 *b*) est donc superficielle

(1) J'ai proposé (Hupé, 1953 *b*) d'introduire ces deux termes dans la nomenclature pour désigner ces deux régions si dissemblables et de considérer le *postthorax* comme l'équivalent morphologique du pygidium des autres Trilobites. En effet, de même que certains Trilobites (*Proetoidæ*, *Dionideidæ*, etc.) ont un nombre de segments thoraciques constant et un nombre de segments pygidiaux très variable, de même dans une sous-famille donnée d'*Olenellidæ* (*Olenellinæ*), le nombre de segments prothoraciques demeure constant (15) et le nombre de segments postthoraciques est très variable (de 3 à 29 au moins ; Burling, 1916).

puisque, dans ces genres, les sutures préoculaires aboutissent plus ou moins en avant de l'angle génal.

Le tracé sutural des *Olenellidæ* est également très différent de celui des *Opistoparia* en général, puisque, chez ces derniers, la pointe génale dépend de la joue libre et appartient au segment oculaire (Jaekel, 1901 ; Hupé, 1951). Il s'écarte encore davantage du tracé sutural des *Proparia*, dont la pointe génale représente l'extrémité pleurale d'un ou plusieurs des segments fixigénaux (Hupé, 1953 b).

Chez les *Olenellidæ*, la pointe génale dépend de la région frontale, telle qu'elle a été définie ailleurs (Hupé, 1953 b). Cette

particularité paraît due au fait que, le librigène étant réduit à sa plus simple expression, au moins vers le bord céphalique, il n'y a pas place pour le développement d'une pointe génale du type représenté chez les *Opistoparia*.

Les pointes génales *s.l.*, comme les autres pointes céphaliques, représentent certainement des extrémités pleurales de segments (Hupé, 1953 c). La pointe génale des *Olenellidæ* dépendant de la région frontale (fig. 7), il en résulte que celle-ci correspond à un segment au moins, même chez des Trilobites comme *Fallotaspis* où la glabelle comporte déjà trois segments préoraux. Chez les Trilobites autres

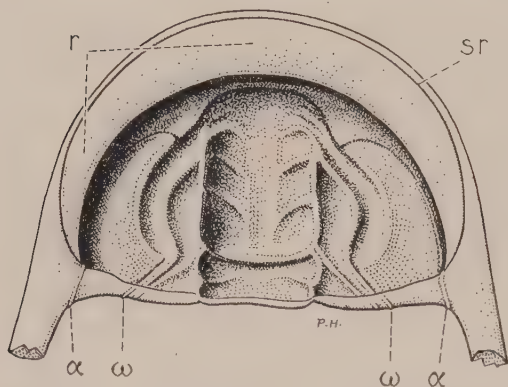


Fig. 47. — Reconstitution de la face ventrale du céphalon de *Fallotaspis tazemmourtensis* Hupé.

α, extrémité distale de la ligne oculaire antérieure ; ω, extrémité distale de la ligne oculaire postérieure ; r, rostrum ; sr, suture rostrale. L'hypostome et le tégument sont supposés enlevés à l'intérieur de l'arc du rostrum (d'après P. Hupé. × 2).

que les *Olenelloidæ*, la tendance à la réduction de la région frontale se traduit par la disparition de la pointe pleurale correspondante, et c'est le segment oculaire qui développe la sienne chez les *Opistoparia*. Chez les *Proparia*, la réduction de la région frontale et de la région pleurale du segment oculaire détermine l'apparition de pointes génales dépendant des segments postoculaires. Il en résulte que, au moins en ce qui concerne le développement des pointes génales, les *Olenellidæ* ne se situent pas à l'origine d'une série morphologique qui serait basée sur la localisation du ou des segments fournissant les pointes génales. En effet, c'est le premier segment (oculaire) qui porte ces dernières chez les *Opistoparia* ; chez les *Olenellidæ*, c'est la région située immédiatement en arrière (région frontale) qui assume cette fonction ; chez les *Proparia* enfin, les pointes génales dépendent d'un ou plusieurs segments fixigénaux, c'est-à-dire d'une partie de la tête encore plus postérieure (P. Hupé, 1952 c) (fig. 7).

Il semble que le rostrum soit fréquemment soudé à l'hypostome, mais, chez les *Olenelloides* marocains, il en est toujours séparé par une suture hypostomale. Les plaques rostrales sont en effet toujours trouvées séparées. Dans tous les

cas, elles sont en forme de croissant. Un essai de superposition du bord postérieur de l'un de ces rostrums isolés avec son impression sur la carapace dorsale montre que ses extrémités viennent se placer à l'aplomb de la partie terminale de la ligne oculaire antérieure (fig. 46). Il est vraisemblable que cette dernière se prolongeait sur la doublure et venait rejoindre l'extrémité du rostrum (fig. 47). En définitive, les rapports entre la ligne oculaire antérieure et la suture rostrale devaient être les mêmes que ceux de la suture préoculaire avec la suture rostrale des Trilobites à suture faciale normale. Il ne semble pas, en tout cas, qu'il y ait lieu d'attribuer à la suture rostrale des *Olenelloidæ* un nom particulier, comme le fait Richter (1932 a) : elle n'est « perrostrale » que parce que le rostrum est particulièrement développé.

Il semble raisonnable de considérer le tracé sutural des Olenellides comme primitif. On sait en effet que, d'une façon générale, la position de l'extrémité distale de la suture préoculaire est conditionnée par le rostrum, puisqu'elle est typiquement reliée par les sutures de jonction aux extrémités de ce dernier. On sait d'autre part que la tendance générale est, chez les Trilobites, vers une réduction du rostrum qui peut aller jusqu'à sa disparition totale (Hupé, 1953). Les *Olenelloidæ*, ayant le rostrum le plus étendu, se placeraient vers l'origine de cette tendance évolutive (1).

Mue. — Il est admis que la grande suture des Trilobites est une ligne ecdysiale. Mais, en l'absence de suture fonctionnelle, cette ligne peut occuper une autre position. C'est le cas, par exemple, chez certains *Phacopidæ* où, bien que présente, la suture faciale est ankylosée. La ligne ecdysiale est alors reportée à l'articulation céphalo-thoracique (fig. 219).

Chez les *Olenellidæ*, la mue paraît s'être faite suivant trois modalités différentes.

Chez *Pædeumias*, si l'on en juge d'après la figuration de Walcott (1910, pl. 34, fig. 16), reprise par Resser (1937, pl. 9, fig. 6), ce que l'on peut considérer comme une exuvie céphalique s'est divisé en deux parties : 1° le céphalon proprement dit, ou plutôt sa carapace dorsale ; 2° l'ensemble constitué par le grand rostrum crescentiforme et l'hypostome qui lui est soudé. Les extrémités du rostrum sont encore attachées au céphalon (fig. 48, 3). On a là une apparence qui suggère une « *SALTER'sche Einbettung* », au sens de Richter (1937), avec l'hypostome et le rostrum restés en position normale, l'exuvie céphalique détaché du tronc et basculée en arrière de 180 degrés.

Chez *Wanneria*, si l'on se réfère à une figuration de Resser (1937, pl. 10, fig. 9), l'exuvie céphalique demeurerait attachée à celle du tronc ; le rostrum et l'hypostome, soudés ensemble comme chez *Pædeumias*, restaient en position normale (fig. 48, 2). L'exuvie du corps devait, au moins dans certains cas, se déplacer latéralement après la mue. (Il faut d'ailleurs remarquer que, si ce décalage latéral n'avait pas lieu, l'exuvie du corps recouvrant le rostrum et l'hypostome, on ne pourrait pas savoir si l'on a affaire à un simple cadavre ou à une exuvie).

(1) Conjointement avec les *Redlichoidæ* (voir p. 21).

Chez *Fallotaspis*, on observe fréquemment, outre des rostrums isolés, d'autres rostrums placés au voisinage immédiat de carapaces dorsales entières demeurées en position normale, c'est-à-dire avec leur face dorsale dirigée vers le haut (fig. 48, 1). Dans ce cas, le rostrum est toujours en position inversée, avec son bord convexe dirigé vers l'arrière. Si l'on admet, ce qui semble très probable, que cet ensemble constitue un tableau de fin de mue, on peut imaginer celle-ci de la façon suivante : 1° le trilobite sort de son exuvie, soit simplement par la suture rostrale devenue fente ecdysiale, soit, plus vraisemblablement, par une ouverture plus large provenant du détachement du rostrum ; 2° dans cette dernière hypothèse, l'animal, pour sortir de sa vieille carapace, refoule devant lui le rostrum, passe par-dessus et le déplace au cours des efforts qu'il fait pour muer. Comme le rostrum se trouve toujours très en arrière de la tête de

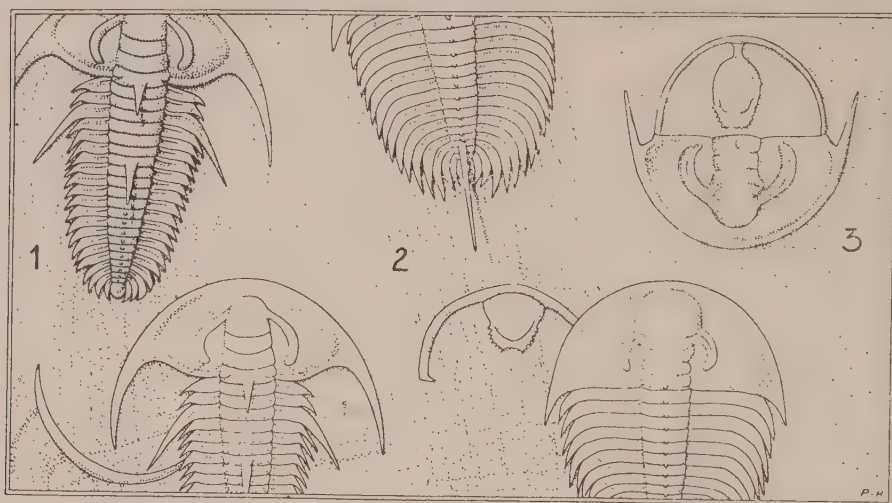


Fig. 48. — Mécanisme probable de la mue chez divers *Olenellidæ*.

1, *Fallotaspis longispina* Hupé (rostrum isolé à l'angle de gauche du dessin) ; 2, *Wanneria walcottana* Wanner (rostrum et hypostome soudés) ; 3, *Pædeumias transitans* Walcott (hypostome et rostrum soudés, ce dernier réduit à une bandelette ; sa partie postérieure était probablement membraneuse).

Explications dans le texte (d'après P. Hupé).

l'exuvie, il semble que l'animal ait trainé cette dernière sur une certaine distance avant de s'en libérer complètement. Ce trainage a pu accentuer les déplacements du rostrum, jusqu'à lui faire subir une rotation de 180 degrés ; 3° l'exuvie, complètement vidée de l'animal, est, à cause de sa légèreté, décalée latéralement par la plus petite cause (courant, etc.) (fig. 48, 1).

Prothorax et postthorax. — Le postthorax constitue l'un des caractères les plus typiques des *Olenellidæ* ; il manque chez les *Daguinaspidæ* et, parmi les *Olenellidæ*, dans la seule sous-famille des *Holmiinæ*.

Son importance varie au sein d'un même genre, comme *Olenellus*, où l'on observe, pour un prothorax de 15 segments, 3 segments postthoraciques chez *O. thompsoni*, 3 ? chez *O. similis*, 10 chez *O. vermontanus*, 10 chez *O. georgiensis* (Resser, 1937). Les segments postthoraciques sont au nombre de 4 à 5 chez *Pædeumias* pour 15 prothoraciques, 11 chez *Nevadia weeksi* pour 17 prothoraciques,

5 chez *Elliptocephala asaphoides* pour 13 prothoraciques, 2 chez *Wanneria walcottina* pour 15 prothoraciques (Walcott, 1910 ; Resser, 1937). *Fallotaspis* montre 4 segments postthoraciques pour 17 prothoraciques ; *Neltneria*, 5 segments post-thoraciques pour 11 prothoraciques. Dans ces deux derniers genres, les plèvres postthoraciques se distinguent des dernières prothoraciques par une longueur et une largeur moindres (fig. 52).

De tous les genres d'*Olenellidæ* connus, *Neltneria* (fig. 52) est celui qui a le plus petit nombre de segments prothoraciques (1) ; il montre aussi deux caractères particulièrement évolués : réduction extrême des fixigènes, disparition des lignes oculaires, antérieure et postérieure. La réduction du nombre de segments prothoraciques semble donc pouvoir être mise sur le compte d'une évolution particulièrement avancée, comme la réduction du nombre de segments thoraciques *s. str.* chez les Trilobites ordinaires (Hupé, 1953 b).

Glabelle et lobes oculaires. — Certains des *Olenelloidæ* marocains montrent une subdivision du lobe frontal en trois parties ayant l'apparence de segments (fig. 46, 53). Cette particularité se retrouve chez divers Trilobites des mêmes gisements appartenant à d'autres familles. Il en résulte que les lobes oculaires sont tripleuraux, au moins à leur partie proximale. Ce caractère semble ici primitif (P. Hupé, 1952 b).

La forme de la glabelle semble évoluer, comme pour l'ensemble des autres

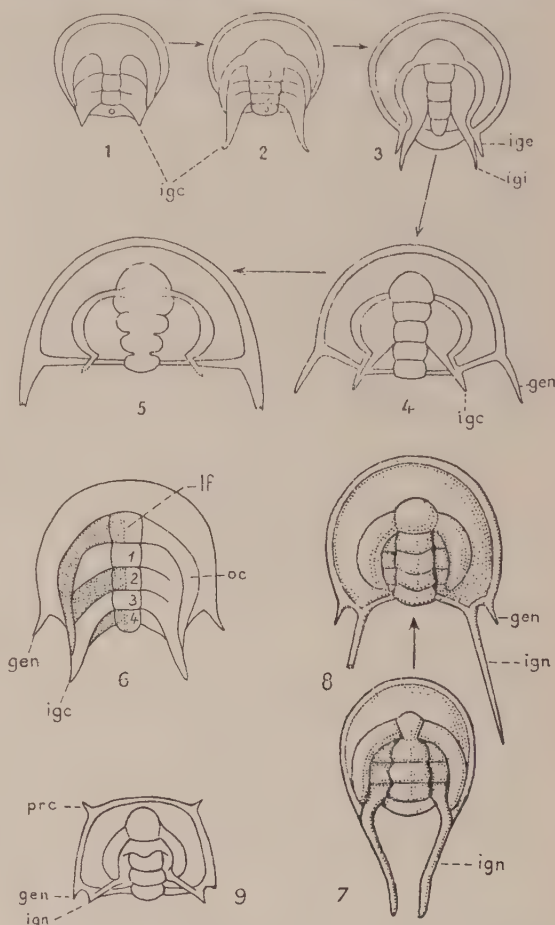


Fig. 49. — Développement larvaire des *Olenellidæ*.

1 à 5 : *Elliptocephala asaphoides* Emmons : 1, anaprotaspis (0,75 mm) ; 2, anaprotaspis ? (1,75 mm) ; 3, metaprotaspis (1 mm) ; 4, meraspis (2 mm) ; 5, holaspis (7,5 mm) (d'après S. W. Ford et C. D. Walcott, 1910) ; 6, *Holmia kjerulfi* (Linnarsson), metaprotaspis ou jeune meraspis (2,5 mm) (adapté de L. Störmer, 1942). — 7 à 8 : *Pædeumias transitans* Walcott ; 1, metaprotaspis ($\times 22$) ; 2, meraspis ($\times 6$) (d'après C. D. Walcott, 1910). — 9, *Olenellus gilberti* Meek, jeune meraspis ($\times 6$) (d'après C. D. Walcott, 1910).

gen, pointe génale ; igc, pointe intergénale composée ; ige, pointe intergénale externe ; ign, pointe intergénale ; lf, lobe frontal ; oc, lobe oculaire ; 1 à 4, segments postoraux.

(1) Si l'on excepte *Olenelloides*, (fig. 51, 5), petite forme d'Écosse dont le faciès général et le nombre de segments du tronc (sept) suggèrent qu'il s'agit d'une larve de néoténique, ou même d'un néoténique adulte.

Trilobites, dans le sens glabelles coniques-glabelles dilatées en avant. Cette loi se vérifie en tout cas en ce qui concerne les *Olenellides* marocains (Hupé, 1952 *b*).

Développement. — Le protaspis des *Olenellides* se caractérise par une région frontale large (fig. 49), tandis que celle des autres *Trilobites* est au contraire généralement étroite ou nulle, sauf chez certains *Redlichiioidæ* (fig. 57, 65). Les lobes oculaires semblent d'emblée dorsaux et très allongés d'abord submarginiaux à leur extrémité distale, puis rapidement plus internes, au moins chez les *Olenellidæ*. Il existe typiquement des pointes intergénéales, simples (fig. 49, 1, 2) ou composées (fig. 49, 4, 6). Les extrémités pleurales du segment *pnt* s'individualisent parfois pour former des intergénéales externes (*ige*, fig. 49, 3), tandis que les plèvres fixigénéales donnent naissance à des fixigénéales internes (*igi*, fig. 49, 3). Les pointes intergénéales subsistent chez l'adulte dans un certain nombre de genres (*Pædeumias*, *Holmia*, *Callavia*). Les pointes géniales peuvent être d'appa-



Fig. 50. — Provinces fauniques au Cambrien inférieur. Répartition géographique des *Olenellidæ*, des *Redlichiidæ* et des *Protolenidæ*.

rition tardive. Il existe des pointes procranidiales chez *Olenelloides* (fig. 51, 5) et la jeune larve de certains *Olenellus* (fig. 49, 9).

*
* *

La superfamille des *Olenelloidæ* peut se subdiviser en deux familles étroitement apparentées : les *Olenellidæ* et les *Daguinaspidæ*, mais elle constitue un

ensemble bien caractérisé, localisé dans le Géorgien de la provinces à « *Olenellus* », qui englobe (fig. 50) le N.-E. de l'Amérique du Nord, Terre-Neuve, le Groenland et la Terre d'Ellesmere, l'Europe (jusqu'à l'Esthonie) et l'Afrique du Nord. Dans cette dernière région, la province à *Olenellides* comporte, exceptionnellement, des faunes à *Redlichiidæ* et *Neoredlichiidæ*, caractéristiques de la province asiatique.

Famille des *Olenellidæ* VODGES 1893 (*Mesonacidæ* Walcott 1891). — Trilobites de taille petite à moyenne (jusqu'à 10 cm). *Pointes génales présentes*; intergénales parfois présentes, courtes. Glabellle subconique, subovale ou dilatée en avant. Segments A_1 , *pnt* et *x* parfois discernables sur la glabellle (*Fallotaspis*); lobe oculaire en continuité avec la glabellle, de longueur variable, typiquement prolongé par la ligne oculaire postérieure. Sillons glabellaires continus ou discontinus; anneau occipital présentant parfois une subdivision simulant la présence de deux segments. Crête fixigénale souvent bien développée. Ligne oculaire antérieure souvent réduite à sa partie proximale, ou absente. *Fixigènes toujours relativement étroits*. Rostrum libre ou soudé à l'hypostome.

Tronc souvent subdivisé en un prothorax à 11-17 segments et un *postthorax* possédant jusqu'à une trentaine de segments plus ou moins atrophiés. Plèvres souvent épineuses.

Pygidium très petit à 1 (3 ?) segments.

Protaspis à lobes oculaires dorsaux; région frontale plus ou moins large. Épines procraniales occasionnelles.

Cambrien inférieur exclusivement.

En tenant compte des conclusions de Raw (1936) et des observations de Resser et Howell (1937), les *Olenellidæ* peuvent se subdiviser en plusieurs sous-familles (Hupé, 1952 b).

Sous-famille des *Fallotaspidinæ*, HUPÉ 1952. — Hypostome inconnu; 3^e segment thoracique macropleural; 17 segments prothoraciques à plèvres courtes; crête oculaire atteignant le bord antérieur du lobe frontal qui se subdivise typiquement en 3 segments; glabellle subconique à troncatocanique; rostrum non soudé à l'hypostome.

1. **Fallotaspis* Hupé 1952 (fig. 8, 46, 47, 48).

Sous-famille des *Nevadiinæ*, HUPÉ 1952. — 17 segments prothoraciques dans le genre type *Nevadia*, à plèvres longues; le 3^e normal; crête oculaire n'atteignant pas l'extrémité antérieure du lobe frontal; glabellle conique.

1. *Nevadia* Walcott 1910. Bourrelet marginal du céphalon étroit. Europe, Amérique du Nord. — 2. *Nevadella* Raw 1936. Bourrelet marginal du céphalon large. Amérique du Nord.

Sous-famille des *Olenellinæ*, HUPÉ 1952. — Hypostome à 6 paires d'épines postérieures; 3^e segment thoracique macropleural; anneaux thoraciques non épineux, sauf le 15^e; 14 segments prothoraciques; nombre de segments postthoraciques variable, le premier portant une longue épine axiale. Jusqu'à 44 segments (et plus ?) au tronc (prothorax + postthorax). Glabellle à côtés subparallèles. Crête oculaire comme chez les *Nevadiinæ*.

1. **Olenellus* Hall 1881. Glabellle atteignant le bourrelet frontal, yeux grands. Europe, Groenland, Amérique du Nord (fig. 49, 51). — 2. *Fremontia* Raw 1936. Comme *Olenellus*, mais yeux petits. Amérique du Nord. — 3. **Pædeumias* Walcott 1910. Glabellle n'atteignant pas le bourrelet frontal. Amérique du Nord (fig. 49, 51).

Sous-famille des *Elliptocephalinæ*, HUPE 1952. — Hypostome comme celui des *Olenellinæ* ; 3^e segment thoracique normal, macropleural chez la larve seulement ; 13 segments prothorax-

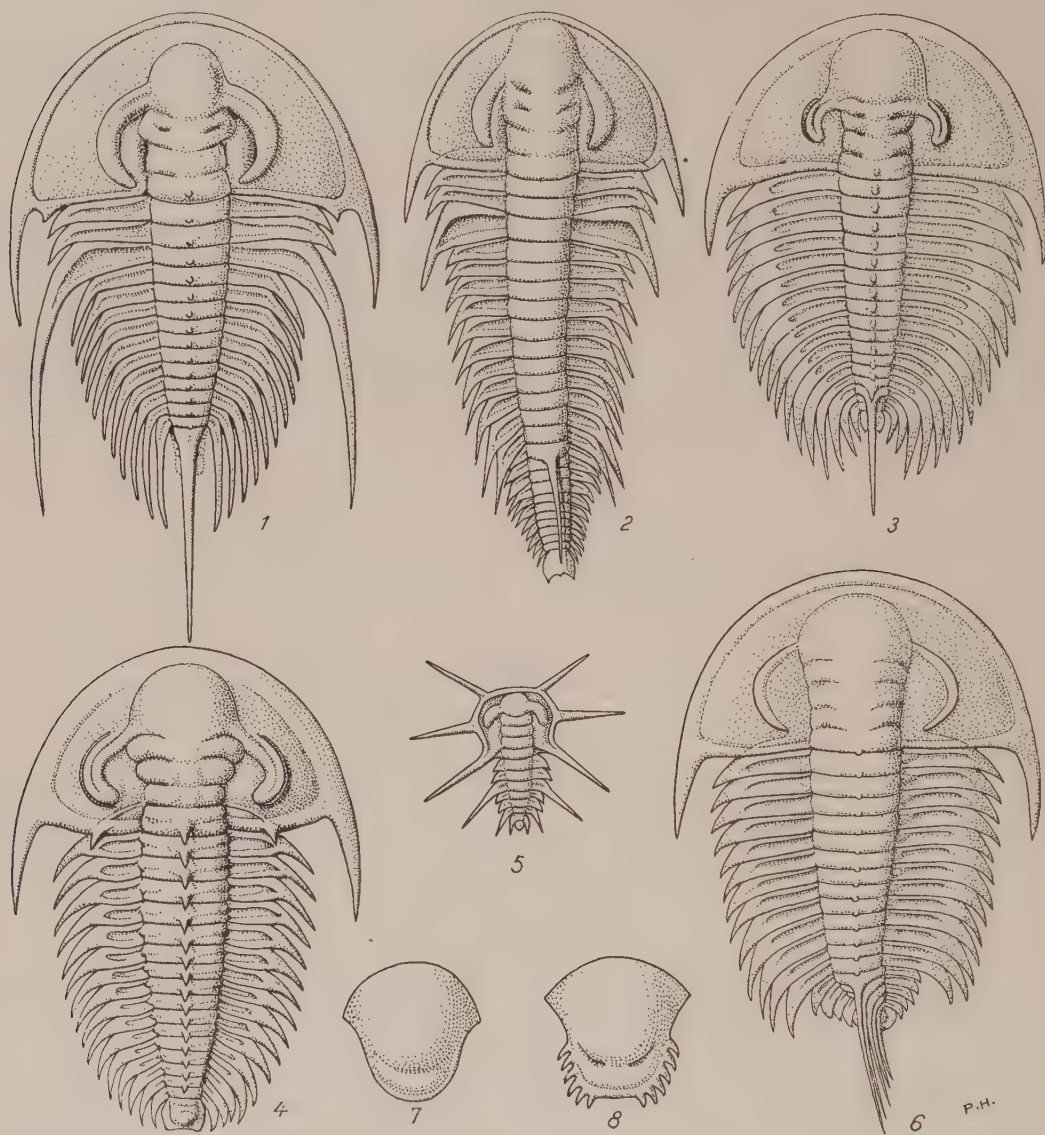


Fig. 51. — Olenellidæ.

1, *Pædeumias transitans* Walcott, Georgia, Vermont ($\times 2$) ; 2, *Olenellus vermontanus* Hall, Georgia, Vermont ($\times 0,75$) ; 3, *Wanneria walcottana* (Wanner), York, Pennsylvanie ($\times 0,75$) ; 4, *Holmia kjerulfi* (Linnarsson), Scanie ($\times 1,5$) ; 5, *Olenelloides armatus* Peach, « Serpulit grit », Écosse ($\times 4$) ; 6, *Elliptocephala asaphoides* Emmons, Washington County ($\times 0,6$) ; 7, hypostome d'*Elliptocephala asaphoides* ($\times 1,2$) ; 8, hypostome de *Wanneria walcottana* (schématisé, $\times 0,6$).

ciques ; les épines axiales sont portées par les segments postthoraciques. Glabellle s'élargissant vers l'avant. Crête oculaire n'atteignant pas l'extrémité antérieure du lobe frontal.

1. **Elliptocephala* Emmons 1844. Amérique du Nord (fig. 49, 51).

Sous-famille des *Wanneriinae*, HUPÉ 1952. — Hypostome et crête oculaire comme chez les *Olenellidæ* ; 3^e segment thoracique faiblement macropleural ; 15 segments prothoraciques, le dernier portant une épine axiale longue et étroite ; les suivants (postthorax) normaux. Glabelle dilatée en avant ; yeux moyens à petits.

1. **Wanneriia* Walcott 1910 (fig. 51). — 2. *Esmeraldina* Resser 1938. Tous deux d'Amérique du Nord.

Sous-famille des *Neltneriinae*, HUPÉ 1952. — Hypostome inconnu ; 11 segments prothoraciques, le 3^e normal ; 5-6 postthoraciques ; tous pourvus de tubercules (ou courtes épines) axiaux. Glabelle ovale ; sillons glabellaires discontinus, obliques vers l'arrière, n'atteignant pas les sillons dorsaux ; fixigènes et lobes oculaires très étroits.

1. **Neltneria* Hupé 1952. Maroc (fig. 52).

Sous-famille des *Holmiinae*, HUPÉ 1952. — Hypostome à bord entier ou paucidenté (2 paires d'épines postérieures au maximum) ; pas de subdivision en pro- et postthorax (sauf chez *Callavia*, où le postthorax est faiblement indiqué) ; 3^e segment normal ; 16 à 18 segments thoraciques. Glabelle subconique à dilatée en avant.

1. *Callavia* Matthew 1897. Lobe frontal subconique, dilaté ; une forte épine occipitale ; des épines axiales ; pointes intergénéales rapprochées des génales. Europe, Amérique du Nord, Groenland. — 2. *Cobboldus* Raw 1936. Comme 1, mais épine occipitale faible. Grande-Bretagne. — 3. *Kjerulfia* Kiaer 1916. Lobe frontal subconique ; intergénéales éloignées des génales ; épines axiales augmentant vers l'arrière. Europe (fig. 9). — 4. **Holmia* Marcou 1890. Lobe frontal arrondi, plus ou moins dilaté ; intergénéales comme 3 ; épines axiales décroissant vers l'arrière, plèvres épineuses, à sillon pleural profond ; contour général du thorax subtriangulaire. Europe, Amérique du Nord (fig. 49, 51). — 4. *Bondonella* Hupé 1952. Lobe frontal arrondi, intergénéales absentes ; plèvres plates à sillon pleural peu profond ; contour général du thorax ovale. Maroc.

Sous-famille des *Olenelloidinae*, HUPÉ 1952. — 3 paires d'épines céphaliques (dont une paire de procranidiales) ; 7 segments thoraciques ; le 3^e macropleural.

1. *Olenelloides* Peach 1894. Forme néoténique (?). Écosse (fig. 51).

Famille des *Daguinaspidæ*, HUPÉ 1952. — Trilobites de taille médiocre (longueur maxima environ 4 cm). Céphalon de forme variable ; pointes génales absentes ; angles génaux arrondis. Glabelle troncoconique. Segments A_1 , pnt et x présents, au moins en ce qui concerne la région pleurale qui constitue un lobe oculaire tripleural ; le rachis du segment x n'est qu'exceptionnellement développé. Sillons glabellaires postérieurs discontinus, sauf le sillon occipital. Crête fixigénale et ligne oculaire postérieure bien développées ; ligne oculaire antérieure très rapprochée

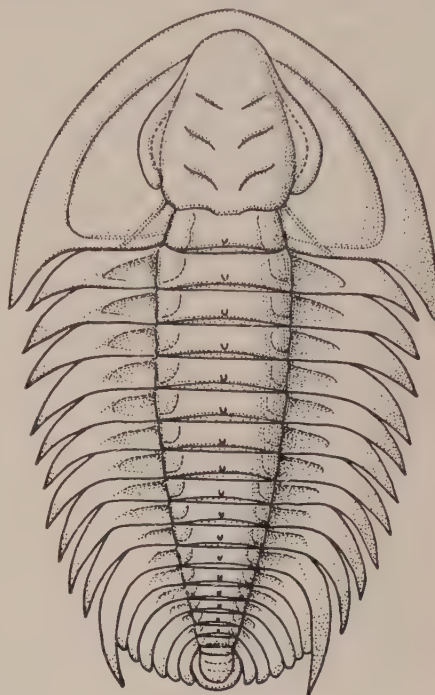


Fig. 52. — *Olenellidæ* (NELTNERIINÆ).
Neltneria jaqueti (Neltner et Poctey), Géorgien
moyen. Maroc ($\times 1,5$).

du bord de la surface visuelle et généralement indiscernable. Portion du céphalon à l'extérieur des extrémités distales des lobes oculaires en général étroite; il en résulte des *fixigènes* typiquement larges.

Thorax à 16 (17 ?) segments dans le genre type. Plèvres courtes, à peine aussi larges que le rachis, non épineuses. Sillons pleuraux bien marqués. Le thorax ne comporte pas de subdivision en pro- et postthorax.

Pygidium très petit, à un seul segment.

L'évolution du genre *Daguinaspis*, assez complexe, se fait à partir de formes à fixigènes relativement étroits (fig. 54, 1), rappelant assez le protaspis des *Olenellinæ*; les fixigènes s'élargissent ensuite (fig. 54, 2, 3, 4), et la longueur de la région frontale passe par un maximum (fig. 54, 4). Les derniers représentants acquièrent une glabelle subcylindrique, la largeur relative des fixigènes diminue, le céphalon s'allonge

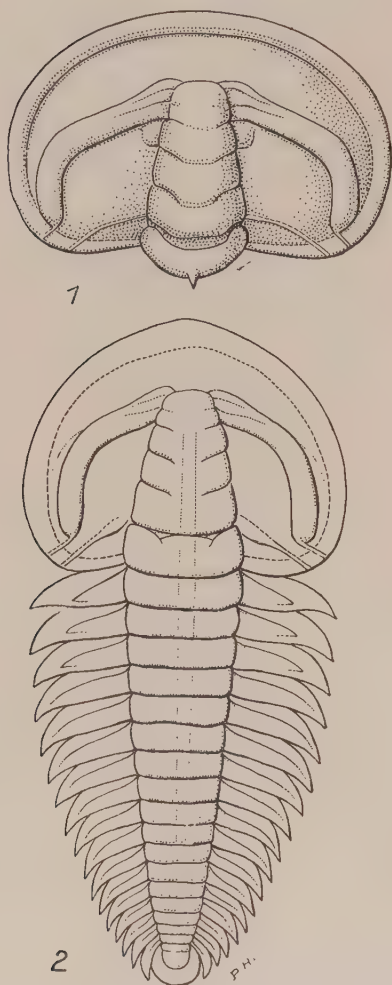


Fig. 53. — *Daguinaspidæ*.

1, *Choubertella spinosa* Hupé ($\times 1,5$); 2, *Daguinaspis ambroggii* Hupé et Abadie ($\times 1,5$). Géorgien inférieur du Maroc.

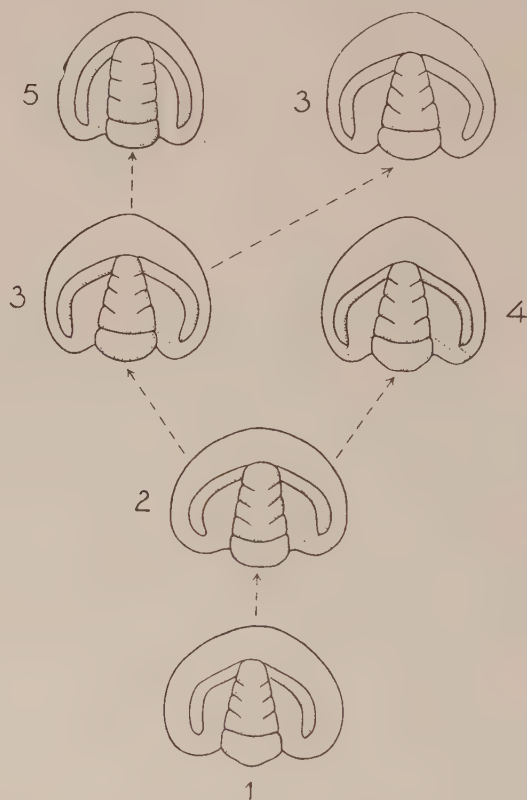


Fig. 54. — *Daguinaspidæ*. Évolution du céphalon dans le genre *Daguinaspis*.

1, sous-genre *Eodaguinaspis*; 2, 3, 4, sous-genre *Daguinaspis*; 5, sous-genre *Epidaguinaspis* (d'après P. Hupé, 1952 b).

(fig. 54, 5) et prend à nouveau un faciès de protaspis d'*Olenellide*, mais plus accusé qu'au début de l'évolution.

1. **Daguinaspis* Hupé et Abadie (1950) 1952. Céphalon en forme de cœur, typiquement acuminé en avant ; pas d'épine occipitale. Maroc (fig. 53, 2). — 2. **Choubertella* Hupé 1952. Céphalon subelliptique transverse ; épine occipitale parfois présente. Maroc (fig. 53, 1)

? **Famille des Lancastriidæ**, KOBAYASHI 1935. — Glabellule quadrangulaire ; sillons glabellaires réduits à des trous ; 19 segments thoraciques à longue terminaison falciforme.

Cette famille est mal connue. L'absence apparente de suture faciale et les caractères généraux du céphalon incitent à la situer au voisinage des *Daguinaspidæ*. Elle ne saurait en tout cas être placée, comme on le fait souvent, au voisinage des *Oryctocephalidæ*, à cause du nombre élevé des segments thoraciques.

1. **Lancastria* Kobayashi 1935. Géorgien ; Amérique du Nord (fig. 55).

SUPERFAMILLE DES REDLICHIOIDÆ

(R. RICHTER, 1932, *emend.*)

(*Redlichiidea* Richter 1932 *pars* ;

Redlichiacea Störmer 1949 ;

Mesonacida Whitehouse 1939 *pars* ;

Redlichiacea Henningsmoen 1951, etc.)

L'extension donnée à cette superfamille varie considérablement suivant les auteurs (1).

Dans un essai schématique de phylogénèse des Trilobites publié en 1932, R. Richter attribue aux *Redlichiidea* les trois familles suivantes : *Redlichiidæ*, *Mesonacidæ* (= *Olenellidæ*) et *Paradoxididæ*. Sur un grand tronc précambrien hypothétique dont les ramifications principales correspondent aux superfamilles des *Zacanthoididea*, *Bathyriscidea*, *Dikelocephalidea*, *Ellipsocephalidea*, *Cryptolithidea*, *Ptychoparidea*, *Calymenidea* et *Redlichiidea*, cette dernière superfamille, qui voisine avec les *Zacanthoididea*, constitue un bouquet latéral bien séparé, qui s'étiole sans descendance à la fin du Cambrien moyen et dans lequel les *Mesonacidæ* et les *Redlichiidæ* formeraient une ramification à part.

En 1941, R. et E. Richter placent séparément les *Olenellidæ* dans une superfamille des *Olenellidea*. C'est la solution adoptée ici (p. 65).

La superfamille des *Redlichioidea* a fait l'objet récemment d'une intéressante

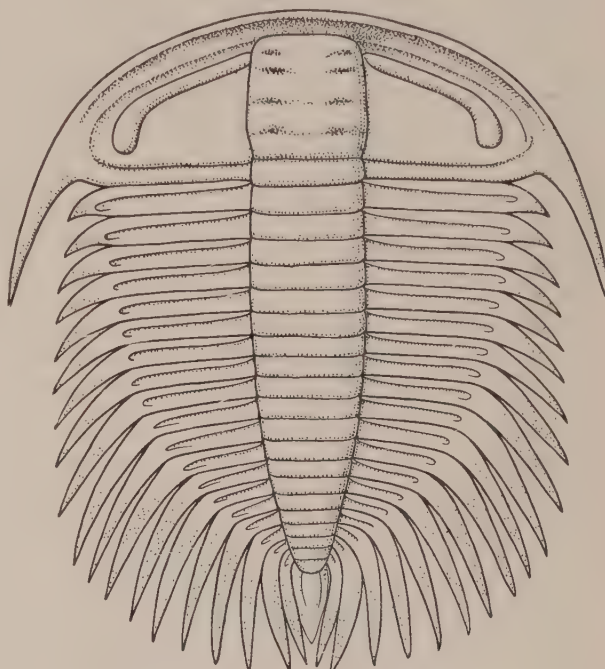


Fig. 55. — **Lancastriidæ.**

Lancastria rodnyi Walcott, Géorgien, vallée de Lancaster (U. S. A.) (reconstitution partielle, $\times 2$).

(1) Les considérations générales relatives à cette superfamille sont tirées de P. Hupé (1952 c).

discussion de la part de G. Henningsmoen (1951). Nous ne pouvons qu'y renvoyer le lecteur. Cet auteur y inclut les familles suivantes : *Ellipsocephalidæ* Matthew 1887, *Olenopsidæ* Kobayashi 1935 (considérés comme probablement synonymes de *Redlichiidæ*), *Paradoxididæ* Emmrich 1893, *Protolenidæ* R. et E. Richter 1948 (considérés comme synonymes probables d'*Ellipsocephalidæ*), *Redlichiidæ* Poulsen 1927. Malheureusement, G. Henningsmoen ne donne nettement pas les raisons qui lui font adopter ce mode de groupement ; le seul caractère qui serait commun aux membres de cette superfamille serait (*loc. cit.*, p. 177) « une glabelle pourvue de sillons d'aspect plutôt semblable, avec aucune de leurs extrémités internes recourbée vers l'avant. Dans le type *Paradoxididæ*, le plan est un peu modifié à cause de l'élargissement de la partie antérieure de la glabelle, et la paire antérieure de sillons peut se diriger vers l'intérieur et légèrement en avant ». Le dernier des caractères mentionnés est en réalité beaucoup moins exceptionnel chez les *Redlichiidæ* que ne le pense Henningmoen. On trouve des sillons antérieurs dirigés vers l'avant chez certains *Strenuellinæ*, chez divers *Palæolenidæ*, etc.

Il est difficile de donner une diagnose de la superfamille des *Redlichiidæ*. C'est parce qu'il existe une continuité à peu près parfaite entre les familles ou les genres qui la constituent que son individualité peut être affirmée. Aux limites, il est parfois difficile de savoir où l'on doit l'arrêter. Les *Komaspidæ*, que G. Henningmoen classe dans un ensemble (*Conocoryphacea*) comprenant les *Ptychoparioidæ*, sont, semble-t-il, étroitement apparentés aux *Bathynotidæ* dont les affinités avec certains *Redlichiidæ* à glabelle subconique, champ préglabellaire nul, sillon préoccipital transglabellaire, apparaissent évidentes. Les *Paradoxididæ* ne sont pas, au moins en apparence, très éloignés des *Olenelloidæ* à glabelle dilatée en avant, n'était l'existence d'une suture faciale de type *Opistoparia* (1). La ressemblance entre certains *Redlichiidæ* (*Longianda*) et des *Dolichometopidæ* à glabelle longue et dilatée en avant est frappante, etc.

On peut donner comme caractères à peu près normaux des *Redlichiidæ* : 1° l'absence presque constante d'un sillon périglabellaire véritable ; la glabelle n'est typiquement séparée des joues que par un changement de pente de la carapace ; elle a l'air « posée » sur elles et n'est pas enfoncée comme chez les *Ptychoparioidæ* par exemple ; néanmoins, le sillon périglabellaire est accusé dans certains cas : *Termierella*, etc. ; 2° l'absence assez générale de sillons glabellaires antérieurs obliques vers l'avant ; 3° la taille généralement grande des yeux ; 4° la présence d'une crête oculaire nette, sauf chez les formes très évoluées, avec fréquemment un sillon pseudopalpebral (fig. 59) ; 5° le nombre des segments thoraciques qui s'éloigne peu de 15 ; il est généralement de 14 et ne descend à 11(?) - 13 que chez les formes évoluées (*Strenuella*, etc.), qui se rapprochent ainsi des *Corynexo-*

(1) Il est à remarquer que chez *Centropleura*, les sutures préoculaires sont transverses, parfois même rétrodivergences comme chez les *Olenellidæ*.

choidæ (voir p. 101); 6° la petitesse du pygidium réduit typiquement à 1 ou 2 segments (*Redlichia*, *Palæolenus*, etc.) avec des exceptions (*Resserops*, etc.);

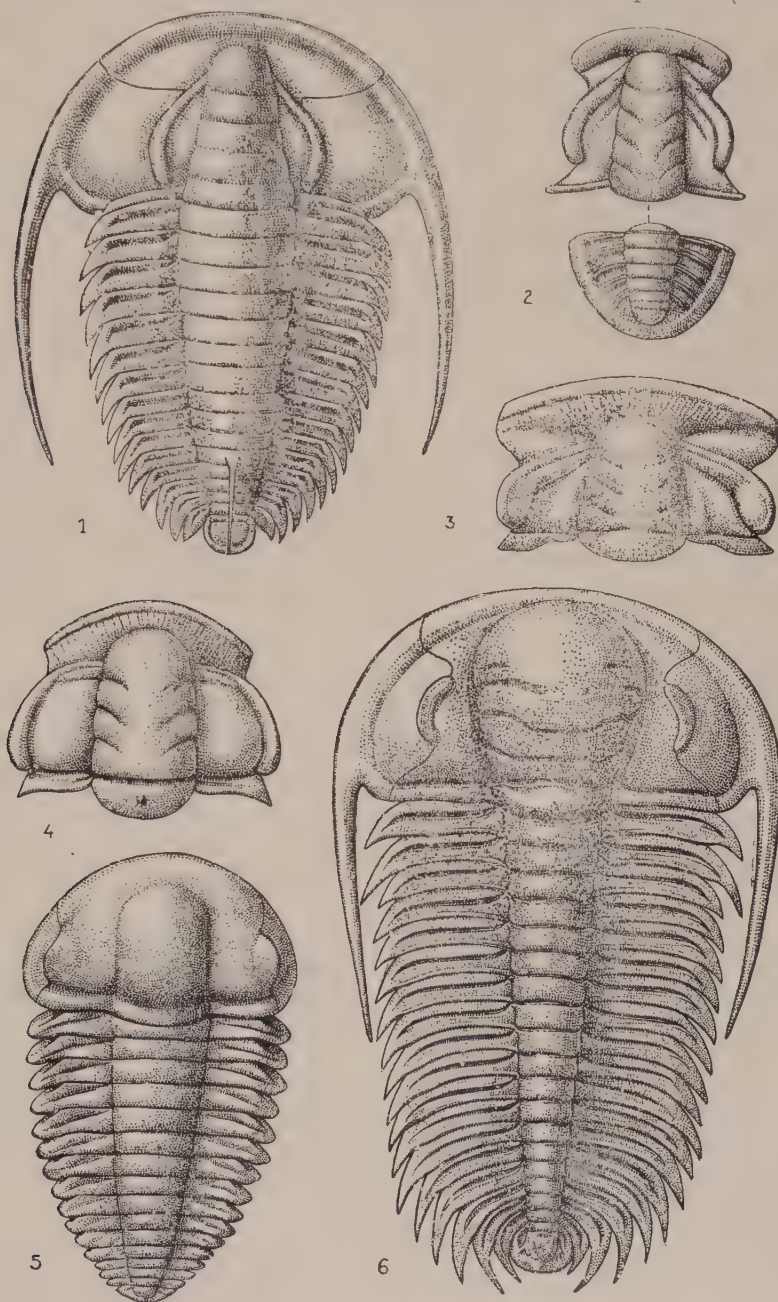


Fig. 56. — Principaux types de *Redlichioidea*.

1, *Redlichia vernaui* Mansuy, Géorgien, Yunnan ($\times 1$); 2, *Resserops falloti* Hupé, Géorgien, Maroc ($\times 1,5$); 3, *Termierella latifrons* Hupé, Géorgien, Maroc ($\times 1,5$); 4, *Protolenus elegans* Matthew, Géorgien, New Brunswick ($\times 1,5$); 5, *Ellipsocephalus polytomus* Linnarsson, Acadien, Öland ($\times 2$); 6, *Paradoxides spinulosus* Böeck, Acadien, Bohême ($\times 0,5$).

7° le développement larvaire, qui semble présenter des caractères constants (fig. 18, 19, 57, 65, 73, 78); le protaspis a d'emblée de très grands lobes oculaires qui entourent la quasi-totalité du céphalon; le meraspis possède souvent un segment macropleural qui est le deuxième chez « *Redlichia* » *intermediata* Lu (Lu, 1940) (fig. 57), *Ellipsocephalus polytomus* Linnarsson (Westergård, 1936) (fig. 73), *Paradoxides* ? *pinus* Holm (Westergård, 1936), *P. spinosus* Boeck (fig. 78); les macroplèvres disparaissent chez l'adulte, sauf lorsqu'elles appartiennent à l'un des segments postérieurs (*Resserops*, *Despujolsia rochi* Neltner et Poctey; *Bathynotus holopygus* Hall; *B. mamanensis* Lermontova; *B. granulatus* Lerm.; *Bathynotellus yermolævi* Lerm.). La région frontale du protaspis montre une largeur variable; elle est tantôt aussi grande que chez les *Olenellidæ* (« *Redlichia* » *intermediata*, *Dolerolenus*), tantôt courte ou nulle (*Redlichia chinensis*). Les pointes procraniales semblent toujours manquer; il peut exister des pointes intergénéales chez le meraspis (*Paradoxides*).

Les *Redlichiodæ* se distinguent des *Corynexochoidæ* par le nombre de leurs segments thoraciques (5-11 chez ces derniers), le sillon périglabellaire rarement accusé et très souvent absent, leur glabelle dépourvue de sillons obliques vers l'avant et souvent subconique (*Redlichiodæ* du 1^{er} groupe; voir plus loin), leur pygidium généralement plus petit, etc.

Les *Redlichiodæ* se séparent mal des *Agrauloidæ*. Leurs fixigènes sont en général plus étroits que chez ces derniers, leurs yeux surtout sont plus grands. Il est probable que les deux superfamilles dérivent d'une souche commune, mais les *Agrauloidæ*, déjà représentés au Cambrien inférieur, ont suivi une ligne d'évolution différente et conservent en particulier une glabelle subconique jusqu'au Cambrien supérieur, alors que, dès le sommet du Cambrien inférieur, on voit apparaître, chez les *Redlichiodæ*, des glabelles subcylindriques ou même déjà dilatées en avant.

Les *Redlichiodæ* se distinguent des *Ptychoparioidæ* par la présence, chez ces derniers, d'un sillon périglabellaire net (1), souvent large et profond, de fixigènes larges à moyennement larges, d'un bourrelet frontal souvent très bombé, de crêtes oculaires toujours fines, d'yeux typiquement de taille moyenne à petite. Les *Ptychoparioidæ* ont en outre, généralement, un nombre de segments thoraciques supérieur (jusqu'à 24) et le pygidium, sans être grand, est toujours plus segmenté que chez la plupart des *Redlichiodæ*.

On peut distinguer chez les *Redlichiodæ* deux grands groupes: le premier, plus primitif, appartient uniquement au Cambrien inférieur (2); le second a des représentants au Cambrien inférieur et s'épanouit au Cambrien moyen.

(1) Le sillon périglabellaire peut être net chez certains *Redlichiodæ* évolués (*Termierella*, *Paradoxides*, etc.).

(2) A moins de considérer les *Komaspidæ* comme appartenant aux *Redlichiodæ*; par cet unique rameau, les *Redlichiodæ* monteraient alors jusqu'à l'Ordovicien.

I. — GROUPE DES *Redlichiodæ* A GLABELLE SUBCONIQUE.

Les trois premières familles (*Redlichidæ*, *Neoredlichidæ*, *Latiredlichidæ*) sont étroitement apparentées et sont caractérisées en particulier par le nombre de leurs segments thoraciques. Les *Dolerolenidæ* rentrent incontestablement dans le même ensemble ; l'ontogénèse de *Redlichia* et celle de *Dolerolenus* sont d'ailleurs à peu près identiques (Kobayashi et Kato, 1951), et divers auteurs ont attribué ce dernier genre aux *Redlichidæ s. l.*

L'écartement des sutures préoculaires chez les *Protolenidæ* rapproche ces derniers des conditions larvaires des formes précédentes. Ils semblent localisés au sommet du Géorgien et peuvent être considérés comme des *Redlichidæ* affectés de néoténie partielle (Hupé, 1952 *b*).

Les *Bathynotidæ* et les *Metadoxididæ* constituent deux rameaux un peu aberrants différant essentiellement du stock précédent par le nombre des segments thoraciques. Une divergence analogue s'observe, par exemple, chez les *Ptychopariidæ* (*Alokistoraridæ* à 20-24 segments, *Ptychopariidæ* à 12-17 segments, etc.).

La face ventrale des *Redlichiodæ* du 1^{er} groupe est assez mal connue. Selon Whitehouse (1939), *Redlichia idonea* aurait un rostrum de très grande taille, comparable à celui des *Olenellidæ*. Les études récentes de Kobayashi et Kato (1951), bien que portant sur une riche collection de *Redlichia chinensis*, n'apportent pas d'éléments d'information décisifs.

Resserops a certainement un rostrum individualisé et son hypostome, qui se rencontre libre, devrait être en rapport avec lui par une suture hypostomale (fig. 59). Chez *Gigantopygus*, le rostrum et l'hypostome sont soudés, mais il existe une suture rostrale, comme chez *Paradoxides* (Hupé, 1952 *b*).

Chez les *Bathynotidæ*, le rostrum est indiscernable, et l'hypostome est fixé directement sur la doublure frontale (Resser et Howell, 1937 ; Rasetti, 1952 *c*) (fig. 66).

Les *Redlichiodæ* à rostrum aberrant seraient à rapprocher des *Corynexochidæ* (*Zacanthoididæ*, *Albertellidæ*, *Dolichometopidæ*, *Dorypigidæ*, *Corynexochidæ*, etc.) qui, selon Rasetti (1951), présentent précisément cette réduction ou cette ankylose du rostrum. On remarquera à cet égard que les *Zacanthoididæ* du Géorgien et de l'Acadien inférieur, dont la glabelle est à côtés subparallèles et le pygidium assez grand, offrent une grande ressemblance avec certains *Redlichiodæ* (*Saukiandia* par exemple). Il n'est pas impossible que les deux superfamilles *Redlichiodæ* et *Corynexochidæ* dérivent d'un tronc commun, mais leur séparation a dû être précoce, car les seconds ont toujours moins de 12 segments au thorax, et ils manifestent une tendance plus marquée à dilater leur glabelle

en avant (tendances pædomorphiques); en outre, leur pygidium est généralement épineux.

Famille des Redlichiidæ, POULSEN 1927. — 14-15 segments thoraciques. Glabellle sub-conique, allongée, à 3 paires de sillons généralement transglabellaires. Sutures préoculaires

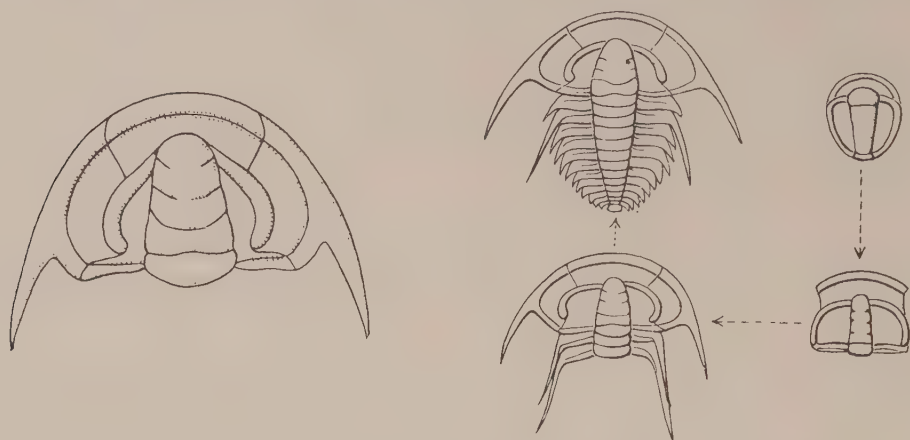
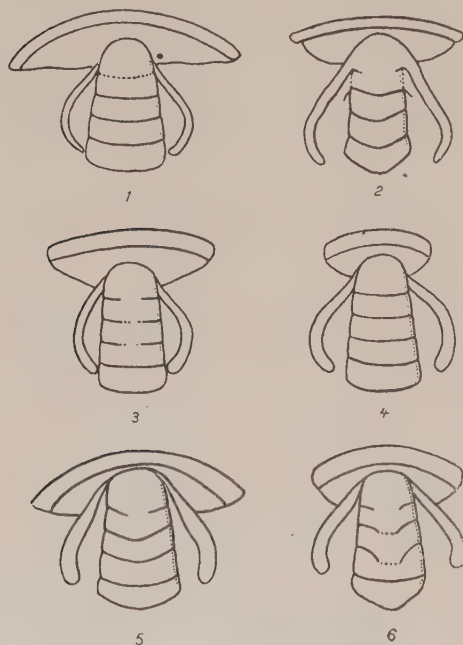


Fig. 57. — Développement de « *Redlichia* » *intermediata* Lu, à partir du protaspis (en haut, à droite). A gauche, cephalon adulte. Au centre, meraspis à 1 et 2 segments macropleuraux, et dont le cephalon rappelle celui de *Protolenidæ* adultes (fig. 70) (d'après Y. H. Lu, 1940).

transverses ou obliques vers l'avant (divergentes), l'angle qu'elles font avec l'axe étant au minimum de 45 degrés. Lobes palpébraux non différenciés. Lobes oculaires longs, étroits; leur extrémité postérieure descend typiquement au-dessous du niveau du sillon occipital et est peu ou pas écartée des sillons dorsaux. Extrémité proximale de la suture préoculaire souvent rapprochée du sillon dorsal. Fixigènes étroits. Champ préglabellaire étroit ou nul. Jous libres larges. Pygidium petit à 1-2 segments. Géorgien (fig. 18, 50, 56, 57, 58).



Le développement est variable au sein d'un même genre (*Redlichia*; fig. 18, 57); région frontale du protaspis soit assez large, soit nulle; lobes oculaires du protaspis entièrement marginaux et atteignant l'extrémité postérieure du bouclier; parfois une épine occipitale fugace chez le meraspis; un ou deux segments macropleuraux (1^{er} ou 1^{er} et 2^e).

Fig. 58. — **Redlichiidæ.**

1, *Redlichia chinensis* Walcott, Shantung ($\times 1$); 2, *Mesodema venulosa* Whitehouse, Australie ($\times 1$); 3, *Redlichia nobilis* Walcott, Shantung ($\times 1$); 4, *Redlichia coreanica* Saito, Corée ($\times 1$); 5, *Pararedlichia subtransversa* Hupé, Maroc ($\times 1,5$); 6, *Pararedlichia pulchella* Hupé, Maroc ($\times 2,5$). Tous du Géorgien. Le limbe postéro-latéral n'est pas figuré.

Sous-famille des *Redlichiinæ*, HUPÉ 1952. — Extrémité proximale des sutures préoculaires située au voisinage immédiat du sillon dorsal.

1. **Redlichia* Cossmann 1902. Iran, Chine, Corée, Mandchourie, Australie. — 2. *Redlichaspis* Kobayashi 1935. Corée. — 3. **Mesodema* Whitehouse 1939. Australie (fig. 58).

Sous-famille des *Pararedlichiinæ*, HUPÉ 1952. — Extrémité proximale des sutures préoculaires franchement écartée du sillon dorsal.

3. **Pararedlichia* Hupé 1952. Mandchourie, Maroc (fig. 58).

Famille des *Neoredlichiidæ*, HUPÉ 1952. — 14-15 segments thoraciques. Glabellle comme dans la famille précédente, parfois un peu plus large (*Gigantopygus*), à 3 paires de sillons généra-

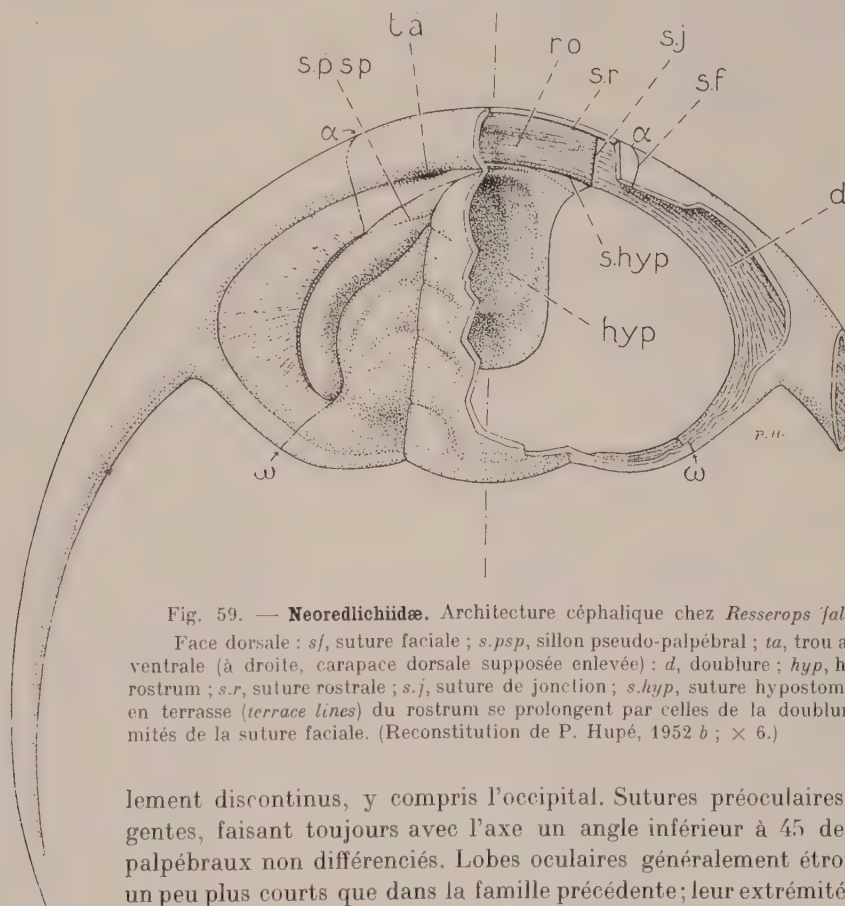


Fig. 59. — **Neoredlichiidæ**. Architecture céphalique chez *Resserops jalloti* Hupé.

Face dorsale : *s.f.*, suture faciale ; *s.p.s.p.*, sillon pseudo-palpébral ; *ta*, trou antérieur. Face ventrale (à droite, carapace dorsale supposée enlevée) : *d*, doublure ; *hyp*, hypostome ; *rp*, rostrum ; *s.r.*, suture rostrale ; *s.j.*, suture de jonction ; *s.hyp*, suture hypostomale. Les lignes en terrasse (*terrace lines*) du rostrum se prolongent par celles de la doublure. α - ω , extrémités de la suture faciale. (Reconstitution de P. Hupé, 1952 b ; $\times 6$.)

lement discontinus, y compris l'occipital. Sutures préoculaires peu divergentes, faisant toujours avec l'axe un angle inférieur à 45 degrés. Lobes palpébraux non différenciés. Lobes oculaires généralement étroits, souvent un peu plus courts que dans la famille précédente ; leur extrémité postérieure est alors située un peu au-dessus du niveau du sillon occipital ; elle est généralement franchement écartée du sillon dorsal, comme les *Pararedlichiinæ*. Extrémité proximale de la suture préoculaire peu écartée du sillon dorsal. Champ préglabellaire très étroit ou nul. Joux libres larges. Pygidium à 1-8 segments. Géorgien (fig. 59, 60, 61).

1. **Neoredlichia* Saito 1936. Sillons glabellaires accusés, continus ; glabellle modérément allongée, arrondie en avant ; champ préglabellaire nul ; lobes oculaires plus ou moins longuement décurrents le long du lobe frontal, gardant à peu près la même largeur jusqu'au sillon frontal, et

descendant plus bas que le sillon occipital; sillon pseudo-palpébral plus ou moins net. Corée, Maroc. — 2. **Marsaisia* Hupé 1952. Sillons glabellaires peu accusés, inclinés vers l'arrière, généralement discontinus, y compris

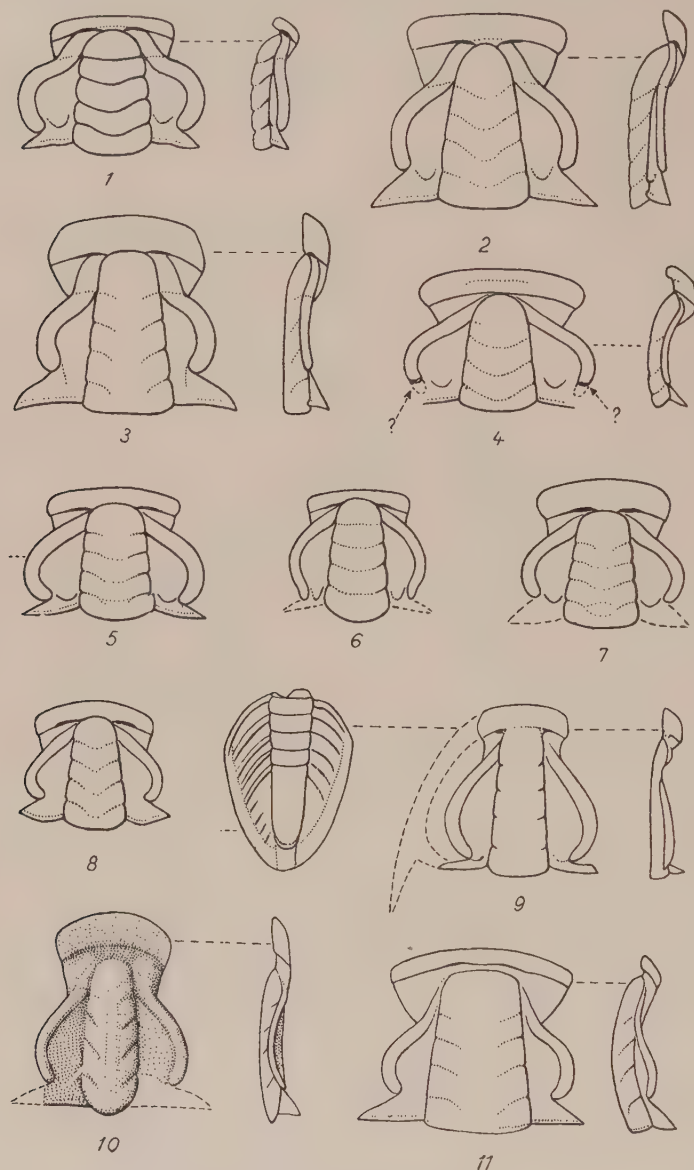


Fig. 60. — *Neoredlichiidæ*.

1, *Neoredlichia latigena* Hupé ($\times 2$); 2, *Marsaisia acuminata* Hupé ($\times 1,5$); 3, *Marsaisia robauzi* Hupé ($\times 1,5$); 4, *Resserops (Rawops) dubius* Hupé ($\times 1,5$); 5, *Resserops (Resserops) resserianus* R. et E. Richter (d'après R. et E. Richter, modifié, $\times 2$); 6, *R. (Resserops) brevilibatus* Hupé ($\times 1$); 7, *R. (Richterops) latilimbatus* Hupé ($\times 1,5$); 8, *R. (Richterops) uncioculatus* Hupé ($\times 1,5$); 9, *Perrector perrectus* R. et E. Richter ($\times 2$); 10, *Clariondia chazani* Hupé ($\times 2$); 11, *Pareops transitans* Hupé ($\times 1,2$). Tous du Géorgien; 1, 2, 3, 4, 6, 7, 10, 11, Maroc; 5, 9, Andalousie.

l'occipital; glabelle allongée, arrondie ou tronquée en avant; champ préglabellair nul; lobes oculaires franchement décurrents le long du lobe frontal et gardant à peu près la même largeur jusqu'au sillon frontal, descendant ou non plus bas que le sillon occipital; sillon pseudo-palpébral généralement net. — 3. **Resserops* R. et E. Richter 1940. Sillons glabellaires peu accusés, inclinés vers l'arrière, discontinus, avec une tendance à être transglabellaires; glabelle modérément allongée, arrondie ou subtronquée en avant; champ préglabellair nul; lobes oculaires non décurrents le long du sillon dorsal, progressivement amincis avant d'atteindre le sillon frontal, descendant ou non plus bas que le sillon occipital; sillon pseudo-palpébral parfois présent. 14 segments thoraciques, le 11^e macropleural. Andalousie, Maroc, ? Sardaigne (fig. 56, 59, 60). — 4. **Pareops* Hupé 1952. Sillons glabellaires plus ou moins accusés, très inclinés vers l'arrière, tous discontinus; champ préglabellair filiforme; bourrelet frontal très étroit; glabelle modérément allongée, franchement tronquée en avant; lobes oculaires comme 3, mais plus étroits, descendant à peine jusqu'au sillon occipital; sillon pseudo-palpébral absent. Maroc. — 5. **Gigantopygus* Hupé 1952. Pygidium caractéristique à 2 (3 ?) anneaux axiaux et un limbe à deux paires de pointes pleurales, très allongé, rappelant au premier abord celui de certains

Paradoxides et de *Macropyge* ; sillons glabellaires plus ou moins accusés, avec tendance à devenir continus, peu inclinés vers l'arrière ; bourrelet frontal large, plat ; champ préglabellaire très étroit ou nul ; glabelle allongée ou modérément allongée, largement arrondie ou subtronquée en avant ; lobes oculaires comme 3, descendant plus bas que le sillon occipital ; sillon pseudo-palpébral parfois présent ; formes de grande taille. Maroc. — 6. **Perceptor* R. et E. Richter 1940. Sillons glabellaires très faibles, transverses, discontinus, sauf parfois l'occipital ; champ préglabellaire nul ; glabelle très allongée, arrondie ou subtronquée en avant ; lobes oculaires comme 3, descendant plus bas que le sillon occipital ; sillon pseudo-palpébral absent. Andalousie, Maroc. — 7. **Clariondia* Hupé 1952. Sillons glabellaires discontinus, nets, fortement inclinés vers l'arrière ; champ préglabellaire étroit ; bourrelet frontal large, aplati ; glabelle très allongée, arrondie en avant, presque fusiforme ; lobes oculaires comme 3, descendant plus bas que le sillon occipital ; sillon pseudo-palpébral faible. Maroc. — 8. *Despujolsia* Neltner et Poctey 1950. Sillons glabellaires discontinus, faibles, évasés, modérément inclinés vers l'arrière ; champ préglabellaire absent ; bourrelet frontal assez large, aplati ; glabelle très allongée, faiblement dilatée juste en arrière des lobes oculaires, largement arrondie en avant ; lobes oculaires comme 2, larges en avant, s'amincissant fortement en arrière, n'atteignant pas le niveau du sillon occipital ; sillon pseudo-palpébral présent. Maroc.

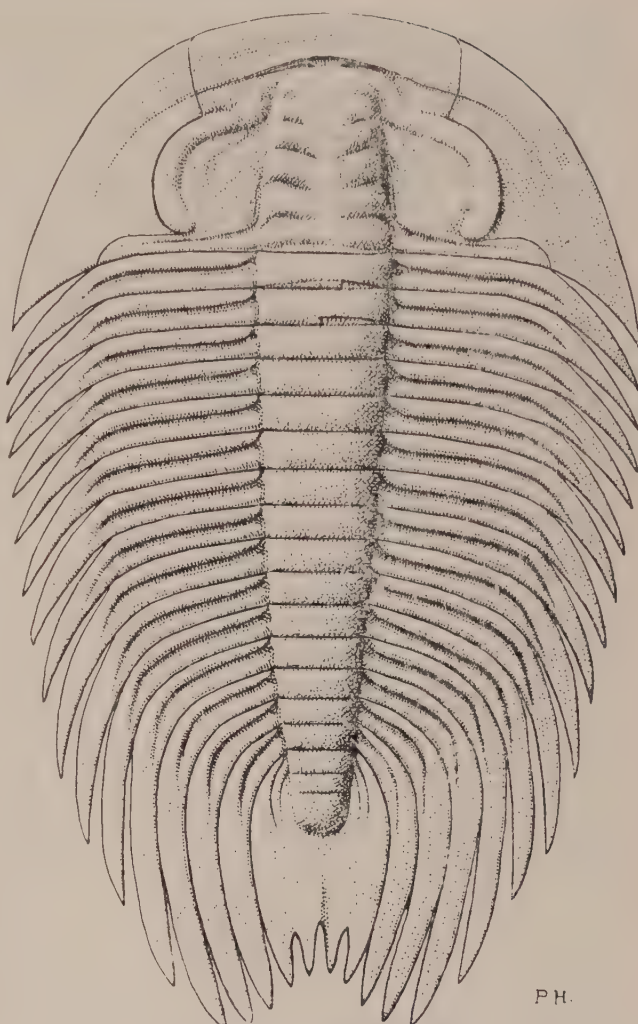


Fig. 61. — *Neoredlichiidæ*.

Gigantopygus bondoni Hupé, Cambrien inférieur, Anti-Atlas marocain (reconstitution, d'après Hupé, $\times 2/3$).

lobes oculaires, largement arrondie en avant ; lobes oculaires comme 2, larges en avant, s'amincissant fortement en arrière, n'atteignant pas le niveau du sillon occipital ; sillon pseudo-palpébral présent. Maroc.

? **Famille des Yinitidæ nov.** — On peut grouper provisoirement dans cette famille deux genres apparentés

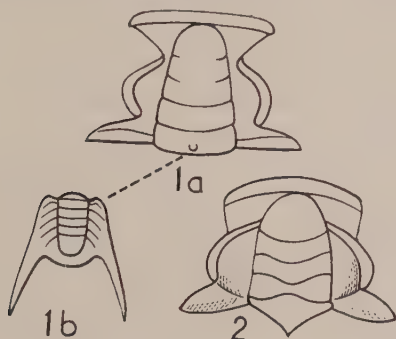


Fig. 62. — *Yinitidæ*.

1, *Yinites typicalis* Lu, Acadien inférieur, Chine. a, cranium ; b, pygidium attribué à cette espèce ($\times 1,5$) ; 2, *Labradoria miser* (Walcott), Géorgien, Appalaches ($\times 3$).

probablement aux *Neoredlichii*dæ : **Yinites* Lu 1946, de l'Acadien inférieur de Chine, et **Labradoria* Resser 1936, du Géorgien nord-américain (fig. 62). Le premier a un céphalon nettement néoredlichioïde avec un pygidium de type *Crepicephalus*, le second s'apparente en partie à *Neoredlichia*, mais il possède une courte épine occipitale.

Famille des Latiredlichiidæ, HUPÉ 1952. — 14 ?-15 ? segments thoraciques. Glabelle presque aussi large que longue, subconique ou à côtés parallèles, largement arrondie en avant ;

sillons occipital et préoccipital transglabellaires (le préoccipital est discontinu chez *Archæops*) ; sutures préoculaires typiquement subtransverses ou très divergentes, leur partie proximale à faible distance du sillon dorsal ; fixigènes étroits ; lobes oculaires descendant un peu plus bas ou à peine plus haut que le sillon occipital. Champ préglabellaire très étroit ou nul. Pygidium probablement multiségmenté dans tous les genres. Géorgien (fig. 63).

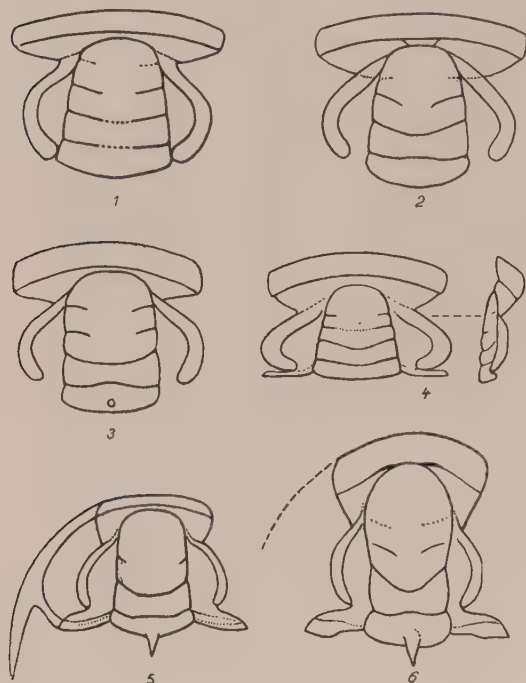


Fig. 63. — *Latiredlichii*dæ, *Saukiandii*dæ.

1, *Latiredlichia saitoi* Hupé, Corée ($\times 1$) ; 2, *Saukiandops walcotti* (Mansuy), Yunnan ($\times 1,5$) ; 3, *Pseudo-saukianda lata* Hupé, Maroc ($\times 1,5$) ; 4, *Eops eo* R. et E. Richter, Andalousie ($\times 1,5$) ; 5, *Saukianda andalusiar* R. et E. Richter, Andalousie ($\times 0,7$) ; 6, *Longianda termieri* Hupé, Maroc ($\times 1$). Tous du Géorgien.

antérieurs de la glabelle faibles ; sillon préoccipital discontinu ; anneau occipital élargi au centre ; trous antérieurs absents ; champ préglabellaire présent, étroit, convexe ; extrémité postérieure des lobes oculaires atteignant le niveau du sillon occipital, très peu écartée du sillon dorsal ; largeur des fixigènes environ $1/4$ de la longueur de l'anneau occipital ; sutures préoculaires divergeant de 45° environ. Yunnan. — 4. ?**Eops* R. et E. Richter 1940. Sillons glabellaires antérieurs assez nets, à peu près continus ; anneau occipital non élargi au centre ; trous antérieurs absents ; champ préglabellaire comme 3 ; extrémité postérieure des lobes oculaires descendant plus bas que le sillon occipital, très peu écartée du sillon dorsal ; sutures préoculaires divergeant de 45° environ. Andalousie. — 5. ? *Kuanyiangia* Hupé 1952. Test tuberculé ; champ préglabellaire nul ; lobes oculaires s'arrêtant au-dessus du niveau du sillon occipital, assez écartés du sillon dorsal à leur extrémité postérieure (environ de $1/3$ de la longueur de l'anneau occipital) ; sutures très peu divergentes, leur partie proximale très écartée des sillons dorsaux.

Yunnan. — 6. **Pseudosaukianda* Hupé 1952. Voisin de 2 ; sillon préoccipital continu, mais glabellule à côtés subparallèles, moins allongée. Maroc.

Famille des Saukiandidæ, HUPÉ 1952. — 14-15 segments thoraciques. Test tuberculé. Glabellule plus ou moins allongée, largement arrondie ou subtronquée en avant, à côtés faiblement convergents, subparallèles, ou légèrement dilatée en avant ; sillon occipital transglabellulaire ; une épine occipitale constante ; sutures préoculaires faiblement divergentes, leur extrémité proximale très rapprochée du sillon dorsal ; fixigènes très étroits ; lobes oculaires étroits, atteignant le niveau du sillon occipital. Champ préglabellulaire nul. Plèvres thoraciques fortement sillonnées, épineuses. Pygidium à 3 (? 4) anneaux axiaux et un large limbe. Géorgien (fig. 63).

1. **Saukiandia* R. et E. Richter 1940. Glabellule un peu plus longue que large (une fois et demie environ), à côtés subparallèles ou très faiblement convergents. Andalousie, Maroc. — 2. **Longianda* Hupé 1952. Glabellule très allongée à peu près deux fois plus longue que large faiblement dilatée en avant. ? Andalousie, Maroc.

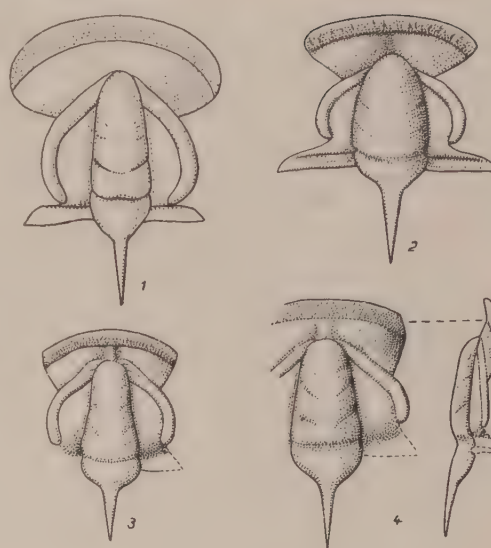


Fig. 64. — **Abadiellidæ**.

1, cranium du meraspis de *Redlichia chinensis*, pour comparaison ($\times 10$ env.) ; 2, *Redlichina volgodoni* Lermontova, Acadien inférieur, Sibérie ($\times 1$) ; 3, *Abadiella meteora* Hupé, Géorgien, Maroc ($\times 1,5$) ; 4, *Abadiella bourgini*, Géorgien, Maroc ($\times 1,5$).

Famille des Abadiellidæ, HUPÉ 1952. — Glabellule subovale, toujours allongée ; sillons glabellulaires faibles, discontinus, sauf l'occipital, inclinés vers l'arrière ; épine occipitale constante. Champ préglabellulaire présent, assez étroit ; une dépression préglabellulaire ou une bosse préglabellulaire étroites. Lobes oculaires du type *Resserops*, parfois multipleuraux à leur extrémité proximale ; leur extrémité postérieure n'atteint pas le niveau du sillon dorsal ; fixigènes étroits, leur largeur comprise entre $1/3$ et $1/2$ environ de la longueur de l'anneau occipital ; sutures préoculaires généralement moyennement ou peu divergentes, prenant naissance sur le lobe oculaire

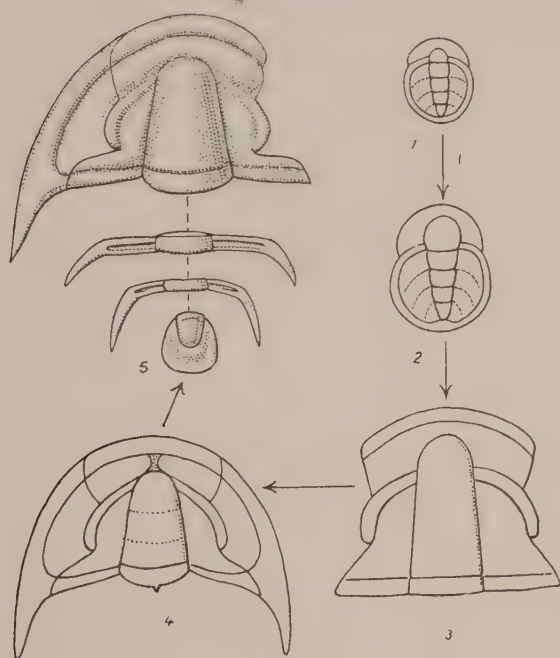


Fig. 65. — **Dolerolenidæ**.

Dolerolenus bornemanni (Meneghini), Géorgien, Sardaigne : 1, 2, protaspis ($\times 20$) ; 3, cranium d'un meraspis ($\times 20$) ; 4, holaspis jeune (?), céphalon ($\times 2,5$) ; 5, holaspis plus âgé ; céphalon, anneaux thoraciques et pygidium ($\times 1,5$). (Schématisé d'après Bornemann.)

N. B. — Les crêtes oculaires disparaissent chez les holaspis plus âgés que celui de la figure 5.

à assez grande distance du sillon dorsal. Thorax inconnu (14-15 segments ?). Géorgien, Acadien (fig. 64).

1. **Abadiella* Hupé 1952. Glabellle très allongée, parfois contractée à mi-longueur ; sutures préoculaires peu divergentes. Maroc. — 2. **Redlichina* Lermontova 1940. Glabellle plus courte que 1, plus ovale ; sutures préoculaires franchement divergentes. Acadien inférieur (?) ; Sibérie.

Famille des Dolerolenidæ, KOBAYASHI 1951 (= *Olenopsidæ*, Kobayashi 1935). — 14-15 segments thoraciques. Glabellle moyennement allongée, subconique, arrondie en avant, à sillons peu ou pas indiqués chez l'adulte, y compris l'occipital ; champ préglabellaire assez large, au moins autant que l'anneau occipital ; crêtes oculaires floues ou invisibles chez l'adulte ; extrémité postérieure de l'œil nettement au-dessus du niveau du sillon occipital ; largeur des fixigènes égalant au plus le 1/3 de la longueur de l'anneau occipital. Pygidium très petit à 1 (2 ?) segments. Géorgien (fig. 65).

Le protaspis montre une région frontale assez large, des lobes oculaires très longs, à peu près entièrement marginaux ; pointes intergénéales et procranidiales absentes à tous les stades ; une courte épine occipitale fugace.

1. **Dolerolenus* Leanza 1949 (= *Olenopsis* Bornemann 1891). Sardaigne.

Famille des Bathynotidæ, HUPÉ 1952. — 12-13 segments thoraciques, le 11^e macropleural. Glabellle subconique, largement arrondie ou subtronquée en avant ; 2-3 paires de sillons transglabellaire ; sillon occipital transglabellaire. Champ préglabellaire nul. Lobes oculaires atteignant, ou presque, le niveau du sillon occipital, assez écartés du sillon dorsal à leur extrémité postérieure. Sutures préoculaires courtes, subparallèles. Joux libres étroites ; pointes gènes très longues. Pygidium petit à 2-3 segments. Rostrum absent (soudé à l'hypostome ?) (fig. 66, 67). Géorgien, Acadien inférieur.

1. **Bathynotus* Hall 1860. 12 segments



Fig. 66. — Vue ventrale des joux libres et de l'hypostome chez *Bathynotus holopygus* Hall (d'après F. Rasetti, 1952 ; $\times 1$).

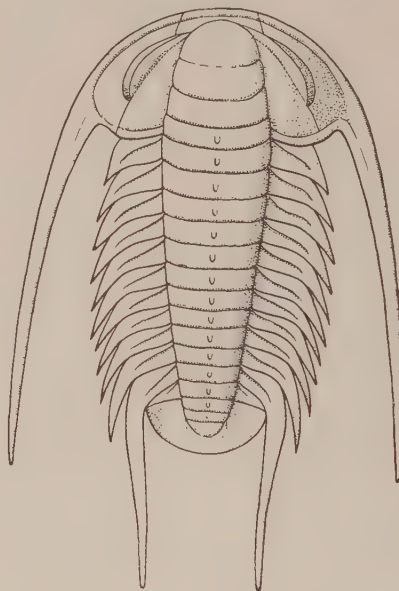


Fig. 67. — **Bathynotidæ.**
Bathynotus holopygus Hall, Géorgien, Vermont ($\times 1,2$).
Partiellement reconstitué.

thoraciques. Géorgien ; Amérique du Nord, Sibérie. Acadien inférieur (?) ; Sibérie. — 2. *Bathynotellus* Lermontova 1940. 13 segments thoraciques. Acadien ; Nouvelle-Zemble (couches à *Paradoxides*).

Famille des Metadoxididæ, WHITEHOUSE 1939. — 18-22 segments thoraciques. Glabelle troncato-conique à 2-3 paires de sillons transglabellaires. Extrémité postérieure des lobes oculaires très écartée des sillons dorsaux ; fixigènes larges. Sutures préoculaires subparallèles. Champ préglabellaire nul. Pygidium petit à 3 segments. Géorgien (fig. 68).

1. **Metadoxides* Bornemann 1891. Sardaigne.

Famille des Antatlasidæ, HUPÉ 1952. — 14 (?) segments thoraciques. Glabelle subconique, franchement tronquée en avant, trapézoïdale, aplatie, à 3-4 paires de sillons discontinus, subtransverses, et un sillon occipital transglabellaire, tous faibles ou nuls sur le moule externe ; épine occipitale parfois présente. Région préglabellaire longue, égalant environ 1/4 de la longueur de la glabelle ; champ préglabellaire large ; bourrelet frontal plus ou moins accusé ; une bosse préglabellaire étroite, transverse, ou une bande parafrontale parfois présentes. Lobes oculaires étroits, presque transverses à leur partie proximale ; lobes palpébraux presque parallèles à l'axe, faiblement différenciés. Fixigènes subquadrangulaires, leur largeur oscille entre 1/3 et 2/3 de celle de la glabelle. Pointes génales courtes. Lobe axial du thorax très bombé ; sillons pleuraux profonds ; direction des sillons interpleuraux perpendiculaires à l'axe du corps ; extrémité des plèvres pointue. Pygidium très petit. Géorgien (fig. 69).

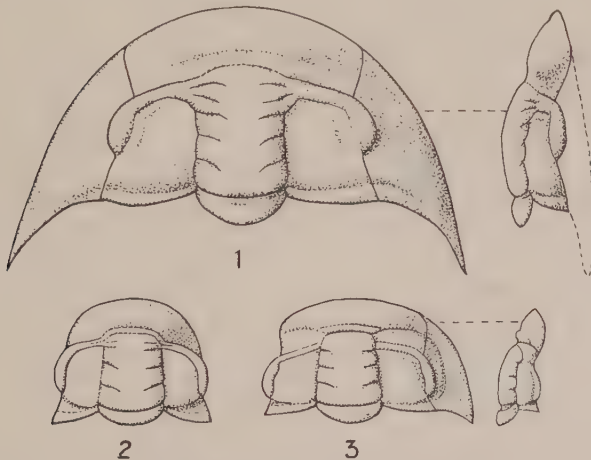


Fig. 69. — **Antatlasidæ** et **Palæoloniidæ** (KINGASPIDINÆ).

1, *Kingaspis campbelli* (King), Géorgien supérieur, Maroc ($\times 2$) ; 2, *Antatlasia hollardi* Hupé, Géorgien moyen, Maroc ($\times 2$) ; 3, *Hindermeyeria insecta* (R. et E. Richter), Géorgien, Andalousie ($\times 3$). Moules internes.

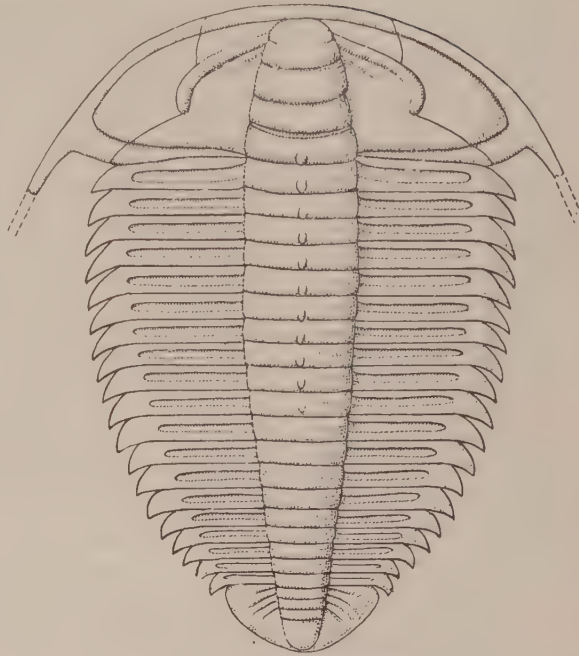


Fig. 68. — **Metadoxididæ**.

Metadoxides armatus Meneghini, Géorgien supérieur, Sardaigne ($\times 0,6$). En partie reconstitué.

1. **Antatlasia* Hupé 1952. Une bande parafrontale visible sur le monde interne ; épine occipitale absente. Maroc. — 2 (?) *Protagraulos* Matthew 1895. Très voisin de 1, mais glabelle entièrement lisse. New Brunswick. — 3. *Hindermeyeria* Hupé 1952. Pas de bande parafrontale, mais une bosse préglabellaire étroite, allongée transversalement le long du bord frontal de la glabelle ; épine occipitale absente. Andalousie. — 4. *Alanisia* Hupé 1952. Ni bande parafrontale, ni bosse préglabellaire ; une épine occipitale. Andalousie. — 5. (?) *Strenuaeva* R. et E. Richter

1940. Bande parafrontale, épine occipitale absentes et bosse préglabellaire, à moins que cette dernière ne soit confondue avec le bourrelet frontal, qui est épais, élargi au centre, et n'est séparé de la glabelle que par le sillon préglabellaire ; sillon périglabellaire profond ; fixigènes convexes. Europe, Maroc.

Famille des Protolenidæ, R. et E. RICHTER 1948. — 13-16 segments thoraciques. Glabelle subconique à subovale, arrondie ou parfois acuminée en avant. 3 paires de sillons glabellaires discontinus (le préoccipital exceptionnellement transglabellaire chez *Bigotina*), inclinés vers l'arrière, parfois peu accusés ; sillon occipital transglabellaire ; épine occipitale présente chez certaines formes, parmi les plus évoluées. Région préglabellaire variable ; bourrelet frontal plus ou moins accusé, parfois indifférencié, parfois très saillant ; champ préglabellaire large à nul, convexe ; dépression préglabellaire fréquente. Bande parafrontale parfois présente. Lobes oculaires généralement longs et atteignant le sillon du limbe postéro-latéral, ou plus courts chez certaines formes évoluées ; tantôt larges, tantôt étroits, très écartés de la glabelle à leur extrémité distale. Lobes palpébraux généralement peu ou pas différenciés. Fixigènes en forme de triangle rectangle curviligne, exceptionnellement subquadrangulaires (dans ce cas, le cranidium diffère de celui des *Antalasiidæ*). Sutures préoculaires modérément divergentes à subparallèles, très écartées des sillons dorsaux. Pygidium petit. Géorgien ; *Pruvostinoides* paraît monter dans l'Acadien inférieur.

Les *Protolenidæ* se rattachent étroitement aux *Redlichiidæ* (sous-famille des *Pararedlichiinæ*) par *Termierella* (sous-genre *Jalonella*, fig. 70, 8). Ils ne s'épanouissent vraiment que vers le sommet du Cambrien inférieur. La distance n'est pas grande entre certains d'entre eux, comme *Bigotinops* (fig. 70, 1), *Pruvostina* (fig. 70, 2), etc., et certains *Ptychoparioidæ*, comme *Schistometopus* (fig. 105).

Sous-famille des Termierellinæ, HUPÉ 1952. — Lobes oculaires épais, typiquement bipleuraux, atteignant le sillon du limbe postéro-latéral ; sillons glabellaires discontinus. Géorgien ; tous d'Afrique du Nord ou d'Espagne (fig. 70).

1. **Bigotinops* Hupé 1952. Glabelle subcylindrique à sillons à peu près transglabellaires ; bipleuralité des lobes oculaires à peine indiquée ; champ préglabellaire très étroit, déprimé ; bourrelet frontal très convexe. Maroc. — 2. **Pruvostina* Hupé 1952. Glabelle subconique à subovale, à 3 paires de sillons discontinus ; lobe oculaire nettement bipleural ; champ préglabellaire étroit, déprimé ; bourrelet frontal convexe ; extrémité proximale des crêtes oculaires atteignant le sillon dorsal qui est assez profond. Maroc. — 3. **Ouijjanina* Hupé 1952. Glabelle ovale à 2 paires de sillons seulement, le préoccipital bifurqué et transglabellaire, mais peu accusé au centre ; bipleuralité des lobes oculaires inapparente ; ceux-ci sont interrompus par les sillons dorsaux et n'atteignent pas la glabelle ; champ préglabellaire étroit, déprimé ; bourrelet frontal très convexe. Maroc. — 4. **Termierella* Hupé 1952. Glabelle subovale, de longueur moyenne à grande, à 3 paires de sillons discontinus ; bipleuralité des lobes oculaires souvent accusée (dans ce cas, le lobe antérieur est étroit) ; ceux-ci atteignent généralement la glabelle et peuvent se prolonger par une bande parafrontale ; champ préglabellaire très étroit à moyennement large et convexe ; bourrelet frontal plat, plus ou moins accusé, prolongeant ou non le galbe du champ préglabellaire. Espagne, Afrique du Nord. — 5. **Pseudolenus* Hupé 1952. Voisin de 4, mais le lobe antérieur des lobes oculaires s'élargit distalement, devient plus élevé que le lobe postérieur et constitue le lobe palpébral ; le lobe postérieur est mal délimité du côté interne, surtout chez le jeune. Maroc, (?) Espagne.

Sous-famille des Bigotininae, HUPÉ 1952. — Lobes oculaires étroits, sauf à leur partie proximale, atteignant le sillon du limbe postéro-latéral ; leur partie proximale située près de l'extrémité

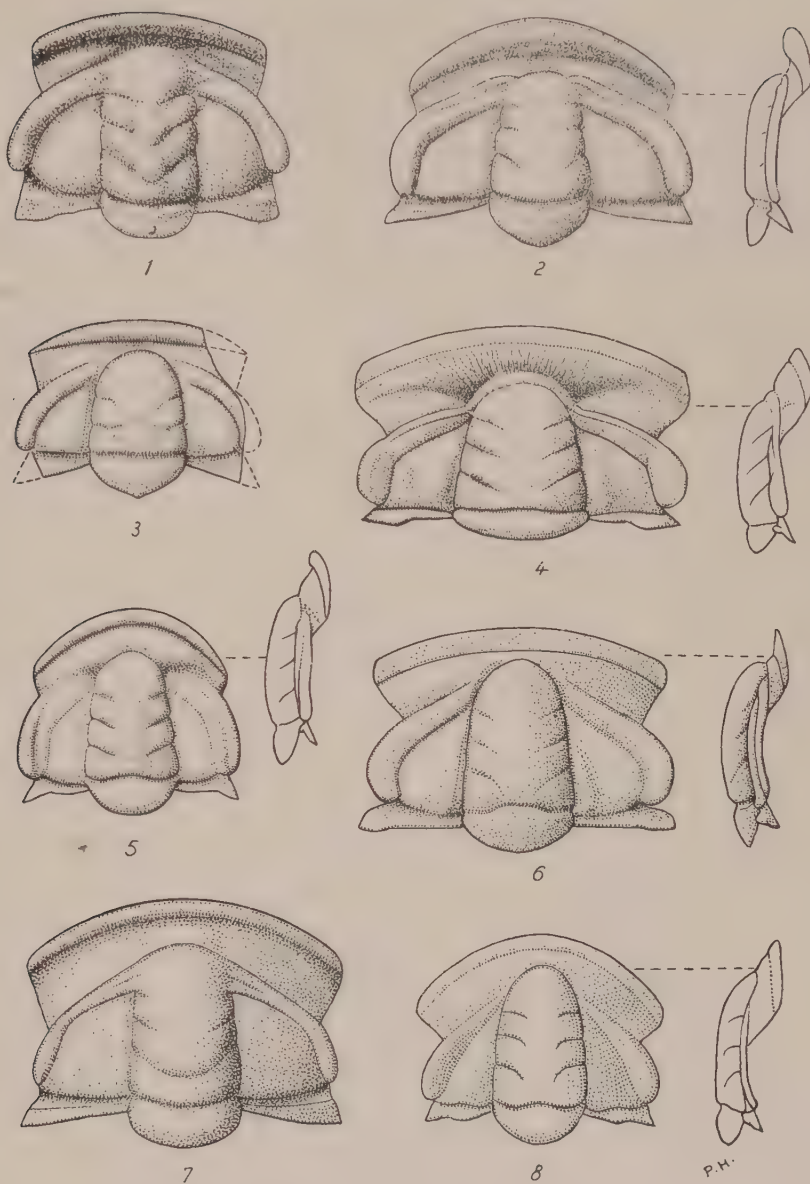


Fig. 70. — **Protolenidæ** (TERMIERELLINÆ et BIGOTININÆ).

1, cranium de *Bigotinops dangeardi* Hupé ($\times 5$); 2, *Pruvostina nicklesi* Hupé ($\times 2$); 3, *Ouijjanja meridionalis* Hupé ($\times 2,5$); 4, *Termierella* (*Termierella*) *latifrons* Hupé ($\times 1,5$); 5, *Pseudolenus ourikaensis* Hupé ($\times 3$); 6, *Termierella* (*Brevitermierella*) *brevifrons* Hupé ($\times 1,5$); 7, *Bigotina bivallata* Cobbold ($\times 5$); 8, *Termierella* (*Jalonella*) *celtiberica* Hupé ($\times 2$). Tous du Géorgien: Maroc, sauf 7 (Normandie).

antérieure de la glabelle; glabelle subconique à subcylindrique; sillon préoccipital transglabellaire; épine occipitale absente; champ préglabellaire étroit; bourrelet frontal accusé; une bosse préglabellaire faible (fig. 70).

6. **Bigotina* Cobbold 1935. France (Normandie), ? Yunnan.

Sous-famille des Strenuellinæ, HUPÉ 1952. — Lobes oculaires étroits, partant au voisinage de l'extrémité antérieure de la glabelle, atteignant le sillon du limbe postéro-latéral ; sillons glabellaires discontinus, souvent faibles ou indiscernables ; glabelle ovale, subovale ou subconique, toujours arrondie en avant ; région préglabellaire de largeur variable, au maximum $1/3$ de la longueur du cranium, convexe ou partiellement concave ; bourrelet frontal généralement mal délimité, parfois accusé, souvent obsolète ; fixigènes en forme de triangle à hypoténuse très curviligne. Géorgien (fig. 71).

Par *Comluella*, les *Strenuellinæ* sont apparentés aux *Antattasiidæ*. Ils en diffèrent par leur plus grande lissité, la forme de la glabelle, des fixigènes, etc.

7. **Comluella* Hupé 1952. Glabelle subconique, à côtés faiblement convergents, arrondie en avant ; 3-4 paires de sillons faibles, mais visibles ; épine occipitale absente ; bourrelet frontal peu ou pas différencié. Europe, Maroc. — 8. **Strenuella* Matthew 1887, *emend.* Glabelle plus ovale que 7, ou le paraissant par suite de la présence d'une épine occipitale qui peut être large ou fine ; sillons glabellaires très faibles ou nuls ; bourrelet frontal plus ou moins différencié. Province nord-atlantique, Maroc. — ? 9. **Pruvostinoides* Hupé 1952. Glabelle subovale, à 3 paires de sillons assez nets, inclinés vers l'arrière ; épine occipitale très courte (ou absente ?) ; bourrelet frontal accusé. Maroc.

Sous-famille des Protoleninæ, HUPÉ 1952. — Lobes oculaires étroits, atteignant le sillon du limbe postéro-latéral ; leur partie proximale est située assez en arrière de l'extrémité antérieure de la glabelle ; glabelle subconique ou subcylindrique, mais acuminée en avant ; parfois subovale ; sillons glabellaires discontinus ; épine occipitale parfois présente ; champ préglabellaire de longueur variable ; bourrelet frontal toujours nettement dessiné, mais le plus souvent peu saillant. Géorgien supérieur (et extrême base du Géorgien dans le Sud marocain) (fig. 56, 72).

10. **Coreolenus* Hupé 1952. Glabelle franchement conique, allongée ; une épine occipitale ; champ préglabellaire étroit ; sutures préoculaires peu divergentes, largement écartées ; crêtes oculaires très inclinées vers l'arrière. Corée. — 11. **Paratermierella* Hupé 1952. Glabelle allongée, à côtés faiblement convergents, fortement acuminée en avant ; champ préglabellaire nul ; sutures préoculaires modérément divergentes ; crêtes oculaires très inclinées vers l'arrière. Maroc. — *12. *Lusatiops* R. et E. Richter 1941. Glabelle allongée, moins subcylindrique que 11 ; champ préglabellaire étroit ; sutures préocu-

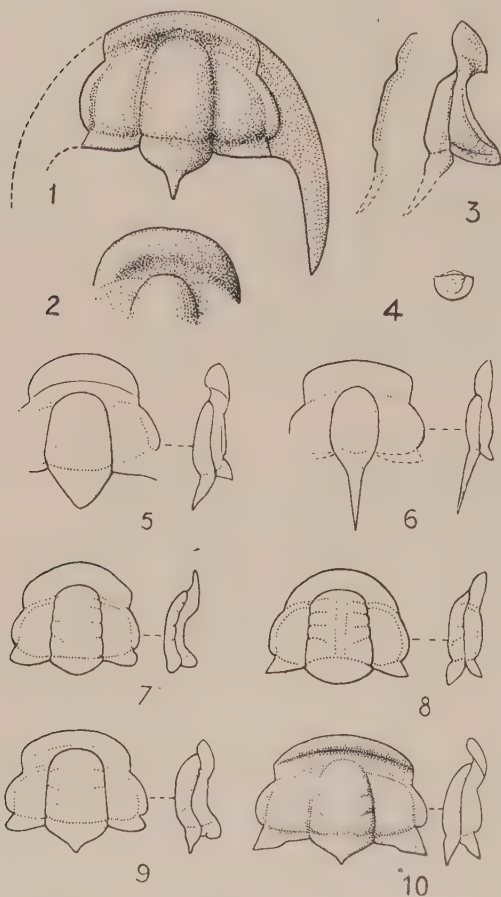


Fig. 71. — **Protoleninæ** (STRENUELLINÆ).

Strenuella strenua Billings, Massachusetts ($\times 1,3$). 1, forme à champ préglabellaire étroit ; 2, forme à large champ préglabellaire ; 3, profils du cranium ; 4, pygidium ; 5, *Strenuella rasettii* Hupé, Maroc ; 6, *Strenuella howelli* Hupé, Maroc ; 7, *Comluella cobboldi* (Richter), Comley ; 8, *Comluella amouslekensis* Hupé, Maroc ; 9, *Strenuella* (?) *spinosa* (Cobbold), Comley ; 10, *Pruvostinoides angustilineatus* Hupé, Maroc. Tous du Géorgien.

laïres nettement divergentes; crêtes oculaires modérément inclinées vers l'arrière. Europe. — 13. **Protolenus* Matthew 1892, *emend.* Glabellle plus ou moins allongée; champ préglabellaire large, très déclive vers l'avant; crêtes oculaires subtransverses, parfois bilobées; sutures préoculaires peu divergentes. New Brunswick, Europe, Maroc. — 14. **Matthewlenus* Hupé 1952. Voisin de 14, mais en diffère par l'existence d'un sillon pseudo-palpébral et par la présence de lobes préoccipitaux individualisés; crêtes oculaires plus obliques vers l'arrière que 13. New Brunswick. — 15. **Hamatolenus* Hupé 1952. Voisin de *Protolenus*; champ préglabellaire filiforme; une épine occipitale; une bande parafrontale. Maroc. — 16. **Blayacina* Cobbold 1931.

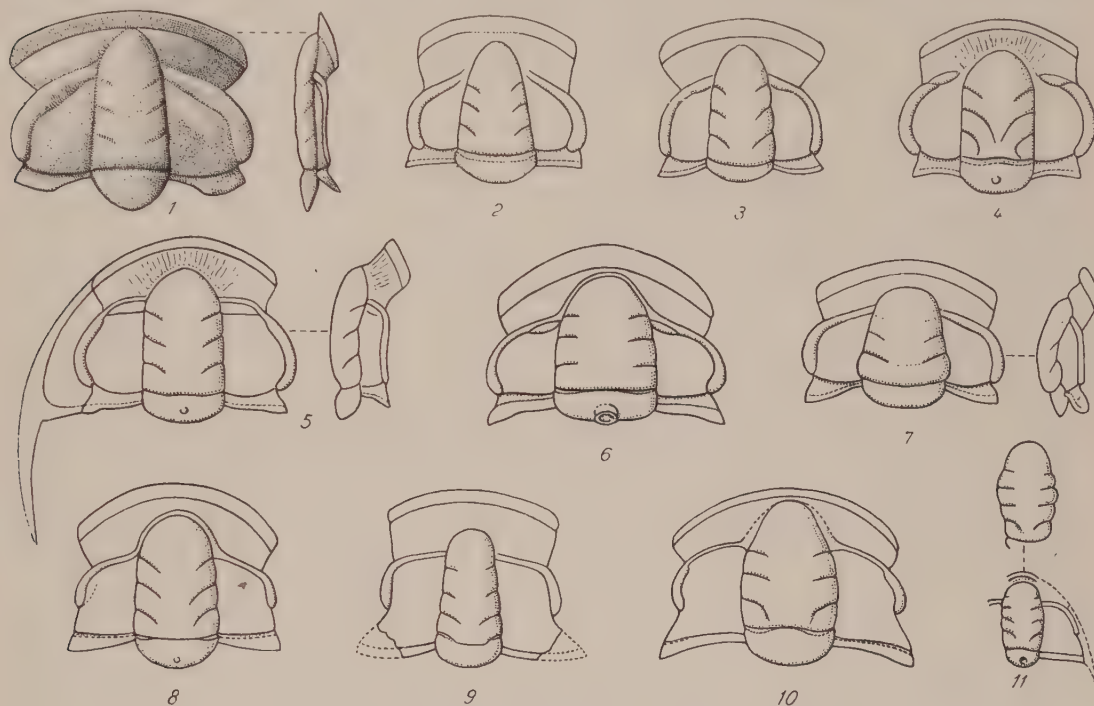


Fig. 72. — **Protoleninae** (PROTOLENIINÆ, MYOPSOLENIINÆ).

1, *Paratermierella elegans* Hupé, Maroc ($\times 1,5$); 2, *Coreolenus coreanicus* (Saito), Corée ($\times 3$); 3, *Lusatiops lusaticus* (Schwartzbach), Görlitz, Schlesien ($\times 1$); 4, *Matthewlenus articephalus* (Matthew), New Brunswick ($\times 2,5$); 5, *Protolenus paradoxoides* Matthew, New Brunswick ($\times 1$); 6, *Hamatolenus continuus* Hupé, Maroc ($\times 1$); 7, *Blayacina miqueli* Thorol, Montagne Noire ($\times 1$); 8, *Myopsolenus magnus* Hupé, Maroc ($\times 0,5$); 9, *Thoralaspis thorali* (Cobbold), Montagne Noire ($\times 1$); 10, *Collyrolenus staminops* Hupé, Maroc ($\times 0,6$); 11, *Strettonia comleyensis* Cobbold, Comley ($\times 3$ à 4).

Glabellle subovale, dilatée à la hauteur du segment préoccipital et subtronquée en avant; crêtes oculaires peu inclinées vers l'arrière; sutures préoculaires peu divergentes; bourrelet frontal saillant; champ préglabellaire assez large, convexe. France méridionale.

Sous-famille des Myopsoleninae, HUPÉ 1952. — Très voisins de la sous-famille précédente, mais l'œil n'atteint jamais le sillon du limbe postéro-latéral. Géorgien (fig. 72).

17. **Myopsolenus* Hupé 1952. Une bande parafrontale continue autour du lobe frontal de la glabellle; ce dernier de forme semi-elliptique allongé; champ préglabellaire étroit; sutures préoculaires peu divergentes. Maroc. — 18. **Collyrolenus* Hupé 1952. Une bande parafrontale, discontinue en avant de la glabellle; celle-ci est subovoïde, acuminée en avant; champ préglabellaire

bellaire nul ; lobes préoccipitaux individualisés. Maroc. — 19. **Thoralaspis* Hupé 1952. Glabellle étroite, allongée ; bande parafrontale absente ; champ préglabellaire assez large. France méridionale. — 20. *Strettonia* Cobbold 1931. Glabellle ovoïde allongée ; lobes préoccipitaux non individualisés ; une épine occipitale ; champ préglabellaire nul. Comley (Grande-Bretagne). Ce genre pourrait représenter une forme immature de 18.

II. — GROUPE DES *Redlichiioidæ*

A GLABELLE SUBQUADRANGULAIRE OU DILATÉE EN AVANT

(*Ellipsocephalidea* Richter 1932, *emend.*).

Les familles ici groupées ont d'étroits rapports les unes avec les autres et passent, avec des transitions, aux familles précédentes. C'est ainsi que, n'était son évidente parenté avec *Saukianda*, qui est typiquement du premier groupe, *Longianda*, avec sa glabellle légèrement dilatée en avant, serait à ranger dans les *Redlichiiidæ* du deuxième groupe. Inversement, le sous-genre *Conomicmacca*, à glabellle subconique, du genre *Micmacca*, serait à placer dans le premier groupe, bien que *Micmacca* soit dans le second. Ces exceptions ne font que souligner la filiation entre les deux groupes ; on a là l'un des meilleurs exemples d'évolution statistique. Au Géorgien, 70 p. 100 environ des genres appartiennent au premier groupe ; à l'Acadien, la proportion est inversée et les formes à glabellle non subconique prédominent — encore ne sont considérées ici que celles dont l'appartenance aux *Redlichiioidæ* est certaine ; si l'on veut relier à ces derniers les *Corynexochoidæ*, les formes à glabellle dilatée en avant deviennent très prédominantes à l'Acadien.

Bien qu'ils aient été réunis jusqu'ici, il y a, semble-t-il, intérêt à séparer les *Palæolenidæ* des *Ellipsocephalidæ*, même sur la base d'un aussi petit détail que la brièveté relative de l'œil. On marque ainsi qu'il s'agit de deux rameaux à évolution parallèle ; les premiers appartiennent à la province ouest-pacifique et la Mésogée qui en dépend (P. Hupé, 1952 *b*), au moins au Géorgien ; les seconds, à la province atlantique.

Hartshellia Illing et *Hartshellina* Lake semblent dériver de formes voisines de *Mesetaia*, Palæolénide lisse, par une régression des yeux due à une migration de la suture faciale vers le bord céphalique, comme il arrive chez divers *Phacopoidæ* (voir R. et E. Richter, 1926). Les jeunes de *Hartshellia* ont, selon Illing (1915), une glabellle qui rappelle tout à fait celle de *Kingaspis armatus* ; ce fait suffit à faire exclure *Hartshellia* et *Hartshellina* des *Conocoryphidæ*, parmi lesquels certains auteurs ont tendance à les ranger, et à les placer parmi les *Palæolenidæ*.

Strettonia Cobbold est affectée par Kobayashi (1935), avec doute, aux *Centropleurinæ*. Lake (1940) pense également que *Strettonia* est à rapprocher de *Centro-*

pleura. Les caractères de la glabelle sont, en réalité, assez différents de ceux de *Centropleura* et plus proches de ceux de certains *Myopsoleninae* (fig. 72).

La ressemblance entre *Gigoutella* Hupé et *Xystridura* Whitehouse semble suffisante pour autoriser à placer la forme marocaine parmi les *Xystridurinae*; pour que cette appartenance soit certaine, il faudrait connaître le pygidium.

Hicksia peut rentrer dans une famille spéciale rattachée aux *Redlichioidea*, eu égard au nombre de ses segments thoraciques (19), trop élevé pour qu'on puisse la ranger parmi les *Corynexochioidea*. Si le nombre de segments de *Erbiopsis* est de 15-14 comme le laisse entendre Lermontova, les *Proerbioidae*, classés (Hupé, 1952 b) parmi les *Corynexochioidea*, seraient à ranger avec les *Redlichioidea* du deuxième groupe.

Famille des Ellipsocephalidae, MATTHEW 1887. — Glabelle à côtés parallèles, tendant à s'élargir en avant; crête oculaire étroite, parfois faible ou indistincte, surtout nette sur le moule interne; lobe palpébral atteignant le sillon du limbe postéro-latéral (l'œil peut d'ailleurs être court lorsque le tracé de ce sillon est fortement concave vers l'avant); fixigènes larges. 12-14 segments thoraciques. Pygidium petit. Géorgien (surtout) et Acadien (fig. 56, 73).

Les *Ellipsocephalidae* sont à rapprocher des *Protolenidae*, desquels ils ont été séparés par R. et E. Richter (1948). Ils en diffèrent essentiellement par la forme de leur glabelle.

C'est probablement dans cette famille qu'il faut rechercher les ancêtres des *Paradoxidoidea*. Le passage se serait fait par des formes voisines de *Ferralsia* (fig. 73, 5), assez proche de *Gigoutella* (fig. 79), elle-même comparable au meraspis d'*Ellipsocephalus* (fig. 73, 1 c).

Sous-famille des Ellipsocephalinae, KOBAYASHI 1935, *emend.* — Largeur des fixigènes au plus égale à celle de la glabelle; champ préglabellaire variable, étroit ou nul.

1. **Ellipsocephalus* Zenker 1833. Glabelle généralement lisse, obscurément anguleuse en

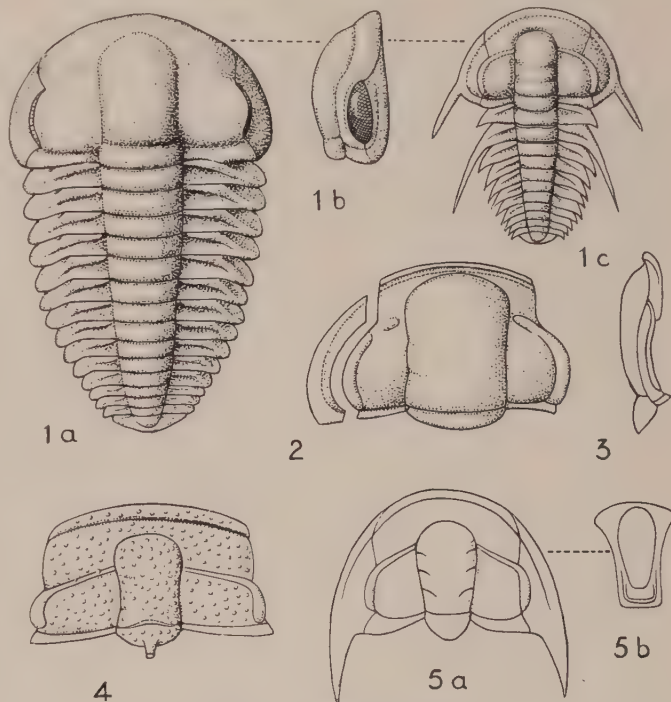


Fig. 73. — *Ellipsocephalidae*.

1, *Ellipsocephalus polytomus* Linnarsson, Acadien, Borgholm; a, adulte ($\times 2$); b, cephalon vu de profil; c, meraspis de degré 11 ($\times 5$); 2, *Micmacca recurva* Matthew, Géorgien supérieur, New Brunswick ($\times 1,3$); 3, *Micmacca matthewi* Matthew, Géorgien supérieur, New Brunswick ($\times 1,3$); 4, *Aldonia ornata* Lermontova, Géorgien supérieur, Sibérie ($\times 3$); 5, *Ferralsia blayaci* Cobbold, Géorgien supérieur, Hérault (France); a, céphalon; b, hypostome ($\times 1,2$).

avant; crête oculaire à peu près indistincte chez l'adulte; région préglabellaire assez large, convexe; bourrelet frontal à peine ou pas distinct; pointes géales absentes chez l'adulte. Géorgien supérieur; New Brunswick, Scandinavie. Acadien; New Brunswick, Europe, Australie. — 2. **Micmacca* Matthew 1895. Glabellule largement arrondie en avant, généralement plus large que chez *Ellipsocephalus*, fréquemment contractée vers le milieu; 3 paires de sillons glabellaïres faibles ou nuls; crête oculaire nette; région préglabellaire assez variable, courte, avec un bourrelet frontal tantôt net, tantôt indistinct; parfois une épine occipitale (glabellule large et tronconique dans le s. g. *Conomimacca* Hupé 1952). Géorgien supérieur; New Brunswick, Europe, Chine. — 3. **Ferralsia* Cobbold 1935. Glabellule à côtés rectilignes, s'élargissant progressivement vers l'avant; champ préglabellaire large. Géorgien supérieur; France.

Sous-famille des Aldoniinæ, HUPÉ 1952. — Fixigènes très larges. Champ préglabellaire assez large; une longue épine occipitale. Géorgien supérieur.

4. **Aldonia* Lermontova 1940. Glabellule nettement rétrécie au milieu, relativement large; test tuberculé. Sibérie. — 5. *Rinconia* Hupé 1952. (Génotype: *Prototenus schneideri* R. et E. Richter 1941.) Glabellule peu ou pas rétrécie; test lisse. Andalousie.

Famille des Palæolenidæ, HUPÉ 1952. — Très voisins des *Ellipsocephalidæ* dont ils diffèrent par leurs lobes oculaires, qui n'atteignent pas le sillon du limbe postéro-latéral; 13-15 segments thoraciques (voir p. 94) (fig. 69, 74, 75).

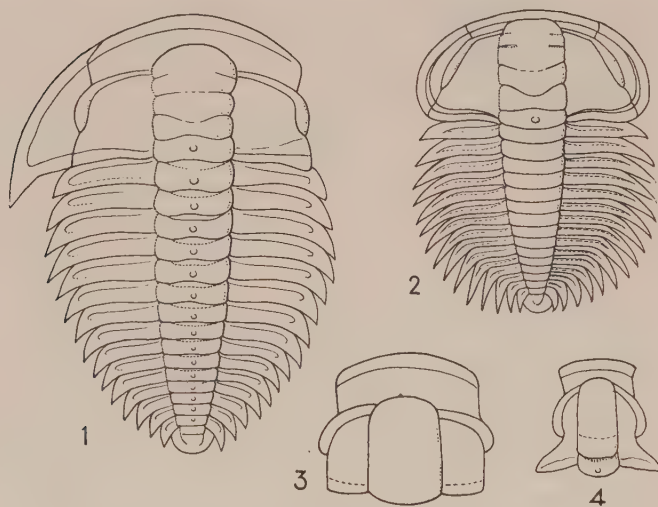


Fig. 74. — **Palæolenidæ** (PALÆOLENINÆ).

1, *Palæolenus douvillei* Mansuy ($\times 5$); 2, *Cheiruroides orientalis* Resser et Endo (reconstitution); Mandchourie, Corée ($\times 5$); 3, *Luaspis reedi* (Lu), Yunnan (génotype, $\times 0,6$); 4, *Hoffetella elongata* (Lu), Yunnan (génotype, $\times 2$). Les quatre espèces des couches à *Redlichia*; Géorgien. Voir figure 69 pour les **KINGASPIDINÆ**.

— 4. **Hoffetella* Hupé 1952. Champ préglabellaire presque nul; glabellule très allongée; sillons glabellaïres faibles. Chine. — 5. *Hupeia* KOBAYASHI 1944. Glabellule contractée vers le milieu, à peu près lisse; région préglabellaire légèrement concave, assez large; bourrelet frontal très peu ou pas distinct; anneau occipital très élargi au centre, subtriangulaire. Chine.

Sous-famille des Kingaspidinæ, HUPÉ 1952. — Crêtes oculaires partant, ou presque, de l'ex-

Sous-famille des Palæoleninæ, HUPÉ 1952. — Crêtes oculaires partant plus ou moins en arrière de l'extrémité frontale de la glabellule. Géorgien (fig. 74).

1. **Palæolenus* Mansuy 1912. Longueur de la glabellule entre $3/2$ et 2 fois sa largeur; champ préglabellaire étroit, convexe; bourrelet frontal net; 3-4 paires de sillons glabellaïres nets, le postérieur généralement transglabellaire. Chine. — 2. **Cheiruroides* Kobayashi 1935. Voisin de *Palæolenus*, mais champ préglabellaire nul et fixigène subtriangulaire. Asie Est. — 3. **Luaspis* Hupé 1952. Champ préglabellaire large; longueur de la glabellule environ $3/2$ de sa largeur; sillons glabellaïres faibles. Chine.

trémité frontale de la glabelle ; reliefs céphaliques souvent à peu près obsolètes sur le moule externe (fig. 69).

6. **Kingaspis* Kobayashi 1935. Glabelle à côtés parallèles, souvent faiblement dilatée en avant, nettement circonscrite sur le moule interne, où elle montre 3-4-paires de sillons discontinus inclinés vers l'arrière ; contours de la glabelle flous et sillons glabellaires peu ou pas indiqués sur le moule externe ; largeur des fixigènes variable, supérieure à $1/2$ de celle de la glabelle (généralement supérieure aux $2/3$) ; épine occipitale parfois présente ; région préglabellaire convexe, égalant au moins $1/4$ de la longueur du céphalon ; bourrelet frontal peu ou pas indiqué. Géorgien ; Transjordanie (Mer Morte), Maroc. — 7. *Mesetaia* Hupé 1952. Très voisin de 6, mais glabelle indistincte quand le test est conservé ; une épine occipitale ; 4^e segment thoracique macrospinal. Acadien ; Maroc.

Sous-famille des *Hartshillinae*, HUPÉ 1952. — Formes aveugles ; suture faciale marginale ; glabelle indistincte, sauf des traces des sillons dorsaux dans la région occipitale ; sillon occipital distinct ; glabelle de type *Kingaspis* chez le jeune. Acadien ; Europe (fig. 75).

8. **Hartshillia* Illing 1915. Céphalon semi-circulaire ; une épine occipitale ; rachis thoracique plus étroit que les lobes pleuraux. — 9. **Hartshillina* Lake 1940. Céphalon semi-elliptique, allongé longitudinalement ; pas d'épine occipitale ; rachis thoracique plus large que les lobes pleuraux ; 8 (?) - 9 (?) segments thoraciques.

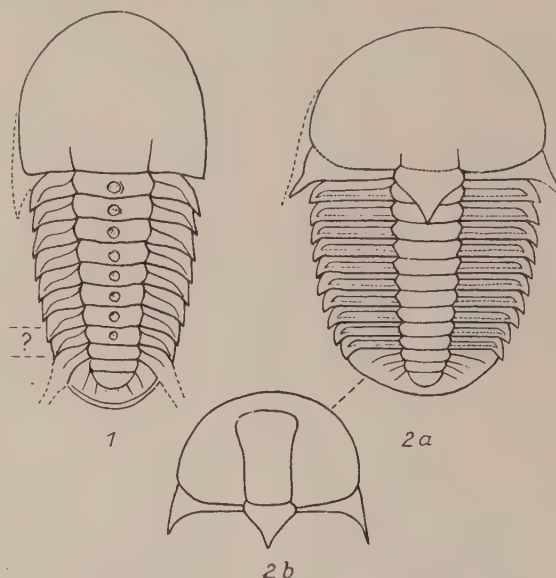


Fig. 75. — *Palæolenidæ* (HARTSHILLINÆ).

1, *Hartshillina spinata* (Illing) ($\times 4$) ; 2, *Hartshillia inflata* (Hicks) : a, adulte ($\times 5$) ; b, cranidium immature ($\times 8$). Espèces acadiennes de Grande-Bretagne ; reconstitutions.

Famille des *Paradoxididae*, EMMRICH 1839. — Taille petite à très grande. Glabelle nettement dilatée en avant, claviforme, largement arrondie à son extrémité antérieure.

3-4 paires de sillons glabellaires, les antérieurs toujours discontinus, les suivants transglabellaires ou non ; sillon occipital toujours transglabellaire. Champ préglabellaire étroit ou nul ; bourrelet frontal net. Lobes oculaires de longueur variable ; lobe palpébral souvent différencié. Fixigènes de largeur variable, au plus égale à la largeur maxima de la glabelle, généralement beaucoup moindre. Des pointes génales. 13-21 segments thoraciques ; plèvres souvent épineuses. Pygidium petit ou très petit, à bord entier ou épineux. Géorgien terminal, Acadien (fig. 8, 9, 19, 76, 77, 78, 79).

Développement larvaire assez variable (fig. 19, 78). Région frontale du protaspis très étroite ; des pointes intergénéales chez le metaprotaspis et le meraspis ; lobes oculaires très longs et à peu près entièrement marginaux chez le protaspis, où ils atteignent l'extrémité postérieure du céphalon ; 1-2 segments macropleuraux (1^{er} et 2^e) chez le meraspis.

Les *Paradoxididae* caractérisent une province faunique du Cambrien moyen (fig. 76), et leurs diverses espèces y ont permis des subdivisions stratigraphiques classiques.

Divers auteurs, en particulier Walcott, pensaient à une origine olenelloïdienne de cette



Fig. 76. — Provinces fauniques au Cambrien moyen. Répartition géographique de quelques *Paradoxididae* (*Paradoxides*, *Centropleura*) et de quelques *Corynexochoidae* (*Kootenia*, *Olenoides*, *Oryctocephalus*).

famille : c'est cette hypothèse que j'ai développée ailleurs (Hupé, 1953 b). Mais la tendance générale actuelle est de les faire dériver des *Redlichioidea*. Géographiquement parlant, l'une ou l'autre

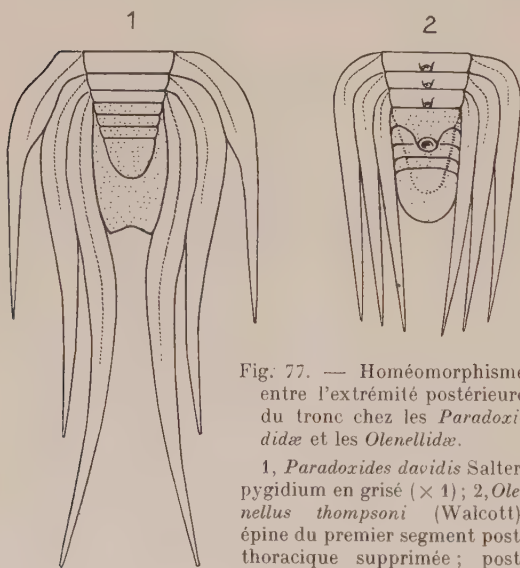


Fig. 77. — Homéomorphisme entre l'extrémité postérieure du tronc chez les *Paradoxididae* et les *Olenellidae*.

1, *Paradoxides davidis* Salter, pygidium en grisé ($\times 1$); 2, *Olenellus thompsoni* (Walcott), épine du premier segment post-thoracique supprimée; post-thorax en grisé ($\times 4$). Le

pygidium du *Paradoxides* ne diffère du postthorax de l'*Olenellus* que par l'ankylose de ses segments.

Sous-famille des *Xystridurinae*, WHITEHOUSE 1939, *emend.* — Tous les sillons glabellaires (3 paires) typiquement discontinus, sauf l'occipital ; sutures préoculaires moyennement divergentes. Géorgien terminal (fig. 9 B, 79).

hypothèse est plausible, puisque la « province à *Paradoxides* » est à cheval sur l'extrémité orientale de la province à « *Olenellus* » du Cambrien inférieur et sur une partie de la provinces à « *Redlichia* » (*Centropleura* se rencontre en Sibérie et en Australie) (cf. fig. 50 et 76). Néanmoins, il existe une objection apparemment majeure contre l'hypothèse de l'ascendance olenelloïdienne des *Paradoxididae* : c'est l'irréversibilité du processus d'ankylose des sutures faciales (Warburg 1925 ; Poulsen 1927) ; les *Olenellidae* n'ont pu que s'éteindre sans descendance. L'origine des *Paradoxididae* est donc en fait à rechercher dans le tronc redlichioïde et les ressemblances entre leur céphalon (cf. fig. 51, 6 et fig. 56, 6), l'extrémité de leur tronc (fig. 77), etc., avec ceux de certains *Olenellidae* représentent des homéomorphies sans signification phylétique directe. L'ontogénèse des *Paradoxididae* (fig. 19, 78) est d'ailleurs, très proche de celle des *Ellipsocephalidae* (fig. 73, 1 c) et des *Redlichidae* (fig. 18, 57).

1. ? *Gigoutella* Hupé 1952. Champ préglabellaire présent, étroit : crêtes oculaires nettes. Maroc (fig. 79). — 2. *Xystridura* Whitehouse 1939. Champ préglabellaire nul ; crêtes oculaires faibles ou nulles ; pygidium franchement plus large que l'anneau occipital, à 3 anneaux axiaux ;

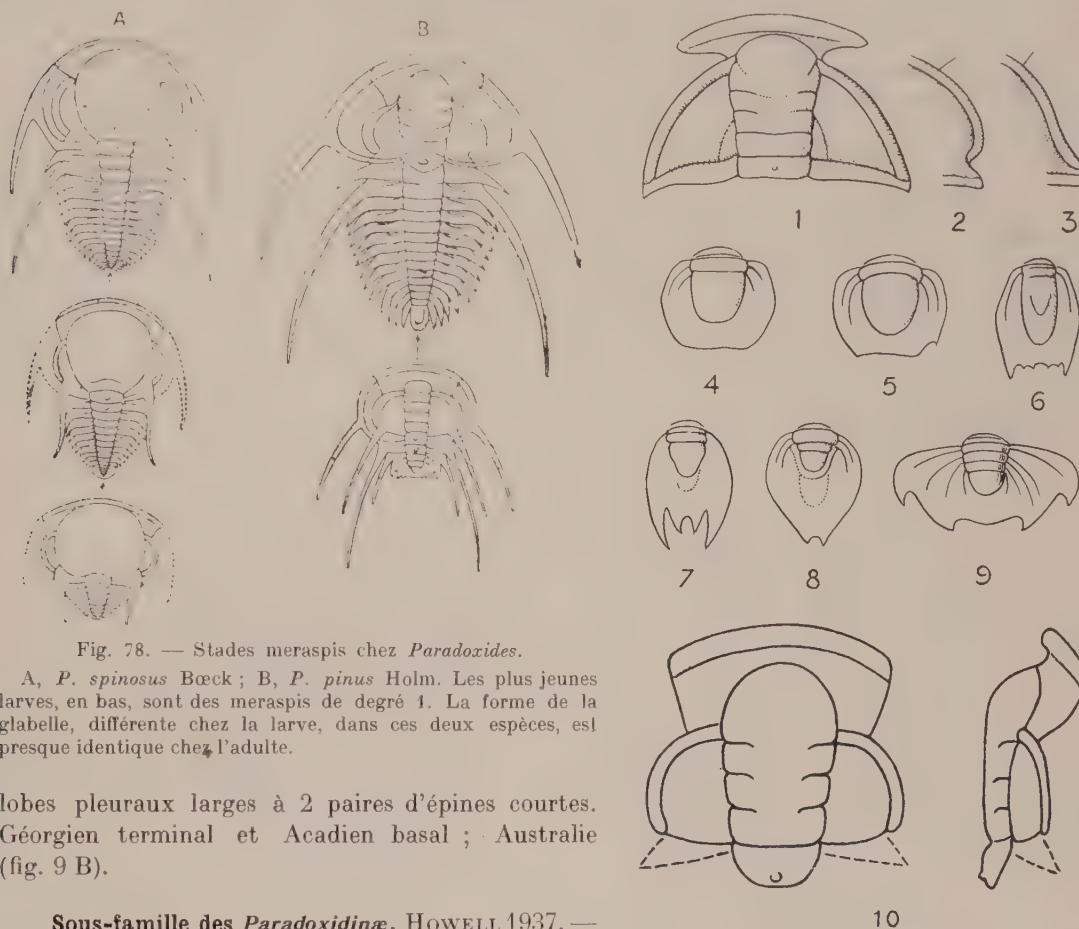


Fig. 78. — Stades meraspis chez *Paradoxides*.

A, *P. spinosus* Bœck ; B, *P. pinus* Holm. Les plus jeunes larves, en bas, sont des meraspis de degré 1. La forme de la glabellule, différente chez la larve, dans ces deux espèces, est presque identique chez l'adulte.

lobes pleuraux larges à 2 paires d'épines courtes. Géorgien terminal et Acadien basal ; Australie (fig. 9 B).

Sous-famille des *Paradoxidinæ*, HOWELL 1937. — 3-4 paires de sillons glabellaires, les postérieurs au moins transglabellaires, sillon antérieur obsolète ou transverse ; sutures préoculaires moyennement divergentes ; yeux moyens à grands. Largeur du pygidium inférieure à celle de l'anneau occipital ; pygidium à bord entier ou orné de 1-3 paires d'épines et lobes pleuraux étroits.

3. **Paradoxides* Brongniart 1822. Test lisse (fig. 19, 76, 77, 78, 79). — 4. *Pluionia* Hicks 1871. Test tuberculeux ou épineux.

Sous-famille des *Centropleurinæ*, ANGELIN 1854. — Sutures préoculaires à peu près transverses, parfois faiblement rétrodivergentes, partant à peu près des sillons dorsaux. 4 paires de sillons glabellaires, les antérieurs très obliques vers l'arrière, les suivants subtransverses, continus, au moins le préoccipital ; yeux très grands, atteignant, ou presque, le sillon

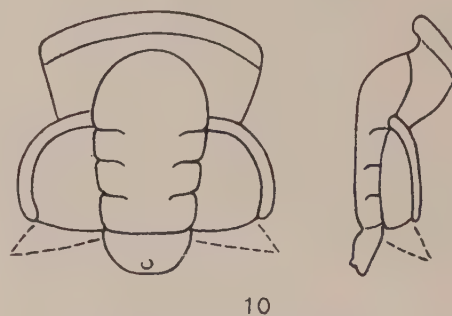


Fig. 79. — *Paradoxidiidæ*.

1, cranidium d'*Anopolenus salteri* Hicks, Grande-Bretagne ($\times 0,6$) ; 2, tracé du lobe palpébral de *Centropleura loveni* Angelin, Bornholm ($\times 1,3$) ; 3, lobe palpébral de *Clarella steenstrupi* Angelin, Bornholm ($\times 1,3$) ; 4, 5, pygidiums, normal et tératologique, de *Paradoxides torelli* Holm ($\times 2$) ; 6, 7, pygidiums de *Paradoxides quadrimucronatus* Holm ($\times 3$) ; 8, pygidium de *P. lyelli* Barrande ($\times 3$) ; 9, pygidium de *Xystridura saint-smithi* Chapman, Australie ($\times 0,5$) ; 10, cranidium de *Gigoutella atlasensis* Hupé, Haut-Atlas, Maroc ($\times 2$). 1 à 9, Acadien ; 10, Géorgien supérieur.

postérieur. Pygidium plus large que l'anneau occipital, à bord épineux. Acadien supérieur (fig. 8, 79).

5. **Centroleura* Angelin 1854. Lobes palpébraux dessinant un arc irrégulier, plus accentué à l'arrière et n'atteignant généralement pas les angles postérieurs du cranium. Province nord-atlantique, Sibérie, Australie (fig. 9, 79). — 6. **Anopolenus* Salter 1846. Lobes palpébraux dessinant un arc régulier, atteignant les angles postérieurs du cranium. Grande-Bretagne. — 7. **Clarella* Howell 1933. Lobes palpébraux dessinant une courbe sinueuse. Province nord-atlantique.

Famille des Hicksiidæ, HUPÉ 1952. — Glabellle ovoïde allongée, de type *Bonnia*, ou hémisphérique, saillante, atteignant le limbe frontal qui est court et relevé. Fixigènes bombés, presque aussi larges que la glabellle, ménageant, entre la partie antérieure de la glabellle et le limbe, un espace triangulaire déprimé; yeux petits, saillants, à peu près à mi-longueur du cranium. Anneau occipital étroit, orné d'un tubercule ou d'une épine. Joues mobiles très étroites, pointes génales aiguës, courtes. 19 segments thoraciques. Pygidium très petit à 2-3 segments, bord entier. Test lisse ou ponctué.

1. *Hicksia* Delgado 1904. Acadien; Portugal.

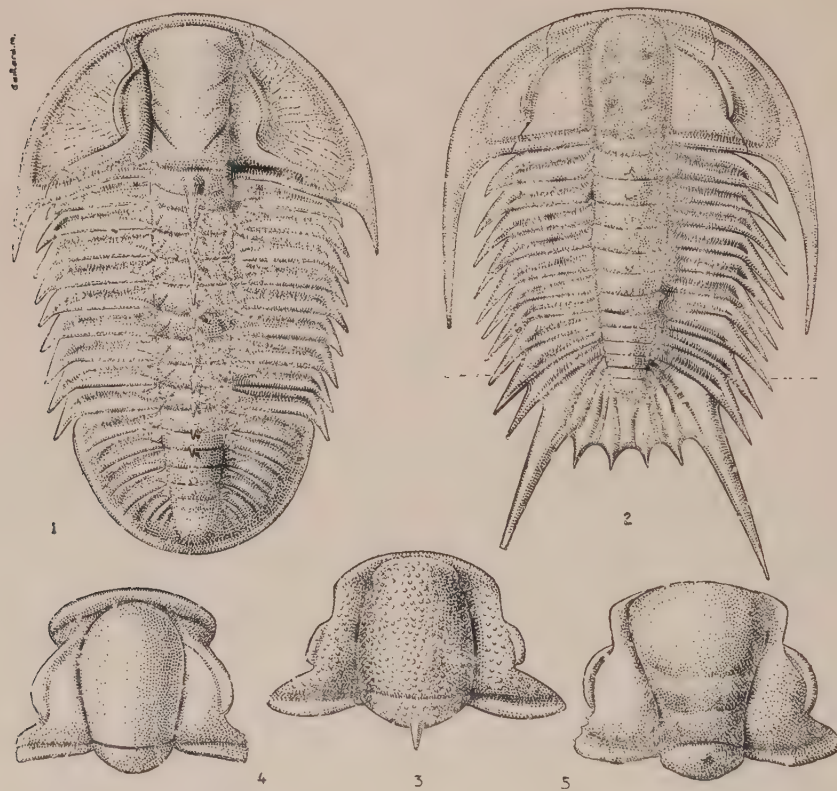


Fig. 80. — Types caractéristiques de **Corynexochoidæ**.

1, *Bathyriscus formosus* Deiss, Acadien, Montana ($\times 1,2$) (glabellle reconstituée, d'après Deiss); 2, *Oryctocephalus reynoldsi* Reed, Acadien, Rocheuses canadiennes ($\times 2$) (d'après Reed et Rasetti); 3, *Dorypyge richthofeni* Dames, Acadien, Shantung ($\times 1,2$); 4, *Protypus marginatus* Rasetti, Rocheuses canadiennes ($\times 7$); 5, *Corynexochus spinulosus* Angelin, Acadien terminal, Scanie ($\times 7$).

SUPERFAMILLE DES CORYNEXOCHOIDÆ

R. et E. RICHTER 1941, *emend.*

Opistoparia. Glabellle longue, à côtés subparallèles, ovoïde ou dilatée en avant, occupant, avec l'anneau occipital, la totalité, ou presque, de la longueur du céphalon. Souvent quatre paires de sillons glabellaires, en plus du sillon occipital; les antérieurs souvent obliques vers l'avant, les postérieurs obliques vers l'arrière; les sillons parfois réduits à des fossettes échelonnées par paires sur la glabellle. Crêtes oculaires le plus souvent présentes; lobes palpébraux généralement peu ou pas individualisés, confondus avec le lobe oculaire; ils n'atteignent pas le sillon du limbe postéro-latéral (sillon postérieur). Fixigènes de largeur variable. Sutures préoculaires subparallèles ou faiblement convergentes ou divergentes, rarement très convergentes; quand elles divergent, l'angle avec l'axe est au maximum de 45° (certains *Zacanthoides*). Limbe postéro-latéral toujours grand (ω très éloigné des sillons dorsaux). Rostrum soudé à l'hypotosme ou régressé (fig. 81, 93).

Thorax à 5-11 segments.

Pygidium de taille moyenne à grande, toujours plus large que l'anneau occipital, très fréquemment épineux.

Exopodite de l'appendice à nombreux articles, séparés des lamelles branchiales par une lame aplatie non divisée en articles (*Olenoides*, fig. 82, 83; *Kootenia*).

Géorgien-Acadien.

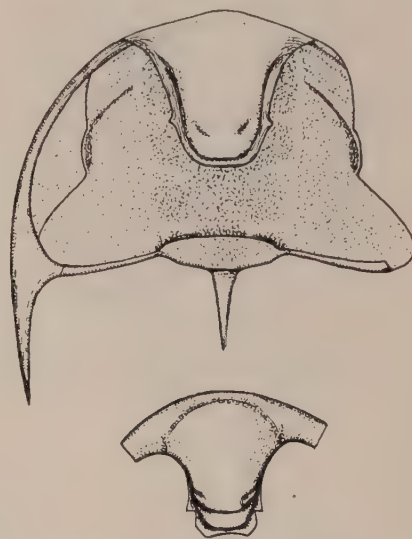


Fig. 81. — Rostrum et hypostome chez les **Corynexochoidæ**.

En haut, face ventrale d'*Olenoides curticei* montrant l'absence de rostrum ($\times 1,5$); en bas, hypostome soudé au rostrum chez *Fieldaspis furcata* ($\times 3$) (d'après F. Rasetti, 1952).

La superfamille des *Corynexochoidæ* comprend un certain nombre de familles du Cambrien inférieur et moyen, passant pratiquement l'une à l'autre, mais qu'il y a intérêt à conserver pour des raisons de commodité. Les *Corynexochoidæ* correspondent, en gros, aux deux superfamilles des *Zacanthoididea* et des *Bathyriscidea* de R. Richter (1932 a), desquelles ont été enlevées les superfamilles postcambriennes (*Lichadoidæ*, *Odontopleuroidæ*, *Scutelloidæ*), ainsi que les *Remopleurididæ* (rattachés ici à la superfamille des *Olenoidæ*) et les *Ceratopygidæ* (placés avec les *Asaphiscoidæ*). Il ne semble pas y avoir de raison bien valable, si ce n'est un certain homéomorphisme — de la glabellle en particulier, — pour rattacher encore,

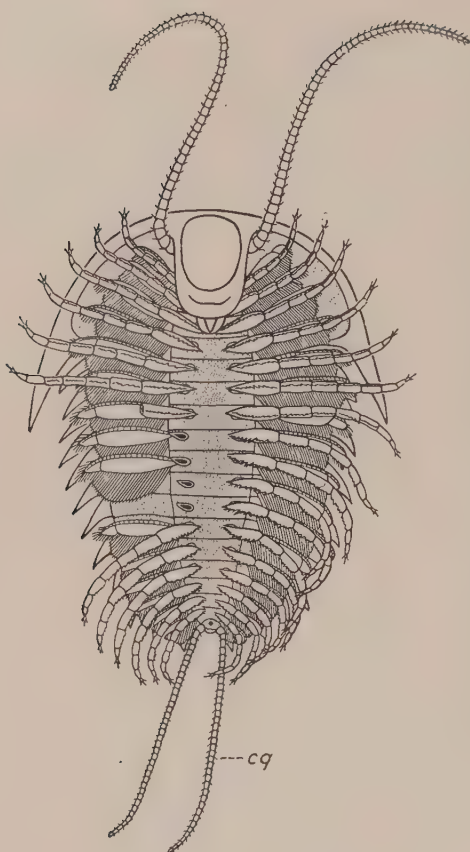
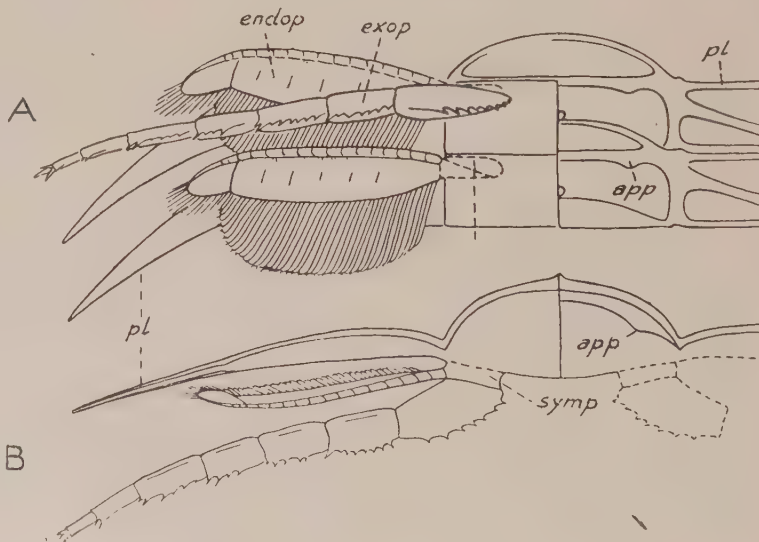


Fig. 82. — Reconstitution de la face ventrale d'*Olenoides serratus* (Rominger).
cq, cerque (d'après L. Störmer, 1951).

chioïde, assez fortement néotinisé et caractérisé par une réduction relative du nombre des segments thoraciques — avec

Fig. 83. — Appendice thoracique d'*Olenoides serratus* (Rominger).

A, vue ventrale; B, vue antérieure. app, appendifère; endop, endopodite; exop, exopodite; pl, plèvre; symp, sympodite (d'après L. Störmer, nomenclature modifiée; $\times 2,6$).



comme le fait Henningmoen (1951), les *Styginidæ*, *Scutellidæ* et *Illænidæ* (c'est-à-dire la superfamille des *Scutelloidæ*) aux *Corynexochoidæ*; ces derniers ne sont pas représentés au Cambrien supérieur, et aucun genre ne comble donc l'hiatus qui les sépare des *Scutelloidæ*, formes débutant seulement à l'Ordovicien.

Kobayashi (1935 b) rattache à cette superfamille, sans raisons sérieuses, les *Komaspididæ*, *Telephidæ*, *Pagodidæ*, *Dameselliidæ*, *Lloydidæ* et *Leiostegiidæ*.

La superfamille des *Corynexochoidæ*, telle qu'elle est comprise ici, rentre dans les limites que lui assigne Rasetti (1951). Elle montre d'étroites affinités avec les *Redlichioïdæ* et n'en diffère vraiment que par le nombre de segments thoraciques de ses représentants. Le céphalon de *Longianda* (p. 87, fig. 63) est déjà de type corynexochoïde. *Palæolenus* (p. 96, fig. 74), comme le notait Mansuy dès 1912, a une glabelle rappelant celle de *Zacanthoides*.

Les *Corynexochoidæ* n'apparaissent qu'au Géorgien supérieur. On peut les considérer comme un rameau latéral du tronc redli-

accroissement statistique du pygidium ; la prédominance des formes à glabelle dilatée en avant et champ préglabellaire étroit ou, le plus souvent, nul ; accessoirement, la réduction des yeux, qui n'atteignent pas le sillon postérieur du cranium et peuvent même disparaître (*Acontheinæ*, fig. 91).

Les glabelles ovalaires, qui se rencontrent dans cette superfamille chez les *Proerbiidæ* (fig. 84), les *Dorypidæ* (fig. 92), les *Protypidæ* (fig. 89), n'existent pas chez les *Redlichiodæ*, sauf la larve de *Paradoxides spinosus* (fig. 78). On peut considérer ce type glabellaire, qui se retrouvera chez les *Solenopleuroidæ*, comme une déviation évolutive d'origine cœnogénétique (voir p. 41).

? **Famille des Proerbiidæ**, nov. (= *Tollaspidæ* Kobayashi 1933 p. p.). — Glabelle cylindrique, allongée à ovale, arrondie en avant. Un bourrelet frontal bien développé, saillant ; champ préglabellaire assez large, plus large que le bourrelet et traversé par une paire de sillons obliques partant des sillons dorsaux en avant de la naissance des crêtes oculaires ; bosse préglabellaire présente quand le champ préglabellaire est large. Yeux moyens à petits ; sutures préoculaires subparallèles. Une épine occipitale. Test granuleux. Tous les genres de Sibérie ; Géorgien, Acadien (fig. 84).

1. **Proerbia* Lermontova 1940. — Champ préglabellaire pourvu d'une bosse préglabellaire étroite qui lui donne un aspect trilobé ; glabelle et lobes oculaires du type *Zacanthoides* (voir plus loin), mais yeux plus courts. Géorgien. — 2. **Erbia* Lermontova 1940 (= *Paratollaspis* Kobayashi 1943). Pas de bosse, seulement les 2 sillons divergeant dans le champ préglabellaire qui a la même largeur que chez 1 ; sillon préoccipital transglabellaire, les autres absents ; crête oculaire faible ; lobe palpébral individualisé. Acadien inférieur. — 3. ? **Erbiopsis*

Lermontova 1940. Champ préglabellaire nul ; glabelle ovale non sillonnée, sauf sur le moule interne ; crêtes oculaires faibles ; yeux petits. 10 (?) segments thoraciques, plèvres, rectilignes, profondément sillonnées ; pygidium assez grand, à 7-9 anneaux, à bord entier. Acadien.

? **Famille des Edelsteinaspidæ**, nov. — Glabelle cylindrique à 3 paires de sillons transglabellaaires arqués vers l'arrière. Champ préglabellaire nul ; bourrelet plat, relevé. Lobes oculaires longs atteignant presque le sillon postérieur ; fixigènes étroits (environ 1/2 de la largeur de la glabelle). Point de départ de la suture préoculaire éloigné du sillon dorsal. 10 segments thoraciques à plèvres rectilignes profondément sillonnées. Pygidium de taille moyenne, elliptique à parabolique, à 7 anneaux axiaux.

1. *Edelsteinaspis* Lermontova 1940. Acadien inférieur ; Sibérie.

— 161 —

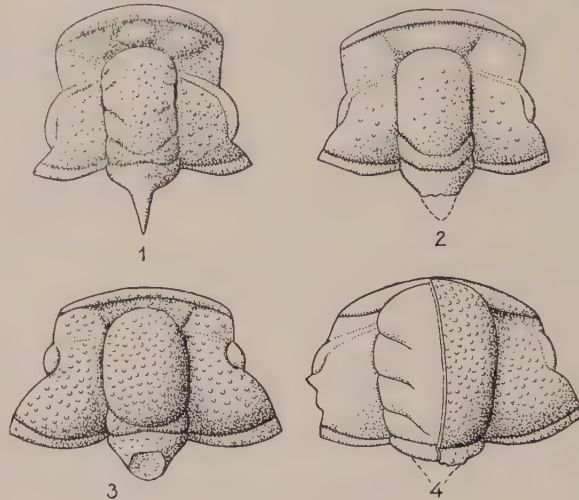
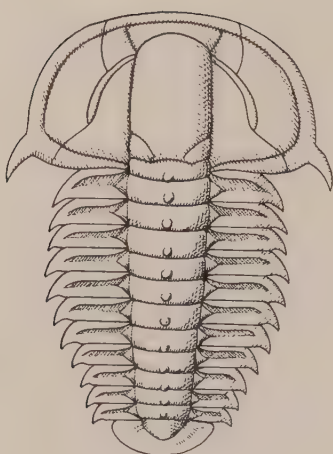


Fig. 84. — **Proerbiidæ**.

1, *Proerbia prisca* Lermontova, Sinsk, Géorgien ($\times 3$) ; 2, *Erbia sibirica* Schmidt, Krasnoïarsk, Acadien inférieur ($\times 2$) ; 3, *Erbia granulosa* Lermontova, Potekhino, Acadien inférieur ($\times 3$) ; 4, *Erbiopsis grandis* Lermontova, Acadien ($\times 1,5$). Toutes les localités de Sibérie.

Fig. 85. — *Dinesidæ*.

Dinesus ida Etheridge, Acadien inférieur, Australie ($\times 1$).

Famille des Dinesidæ, nov. — Voisins des familles précédentes. Glabellle cylindrique, arrondie à l'avant, bourrelet frontal net, champ préglabellaire nul ; une paire de sillons divergeant en avant de la glabellle ; lobes basaux présents ; sillons glabellaires absents ; crêtes oculaires faibles, yeux courts ; un tubercule occipital. 11 segments thoraciques à plèvres rectilignes, profondément sillonnées. Pygidium très petit, transverse, à 1 (?) anneau axial (fig. 85).

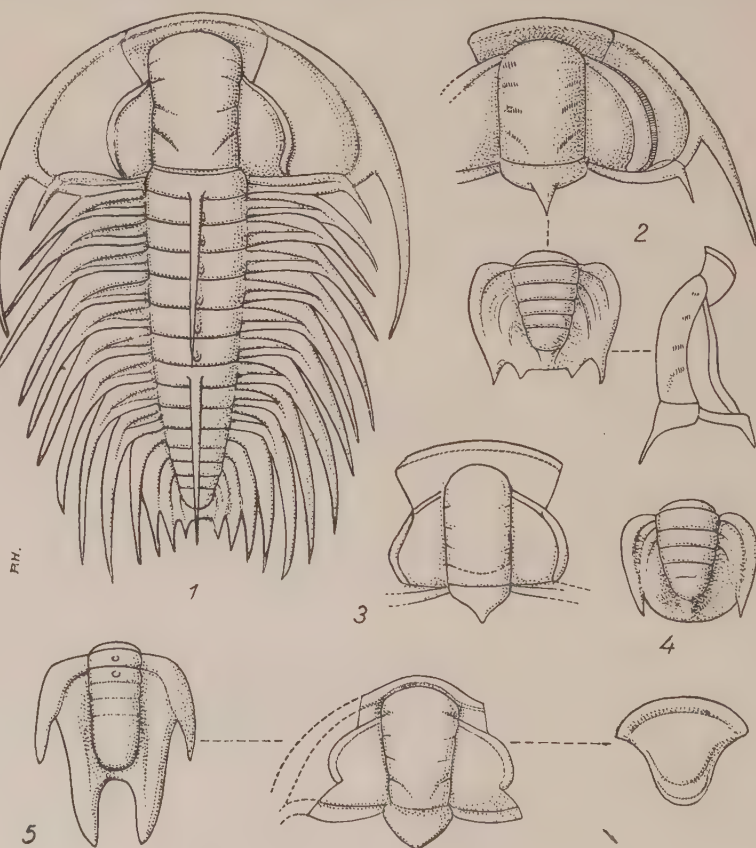
1. **Dinesus* Etheridge 1896. Acadien inférieur ; Australie.

Famille des Zacanthoididæ SWINNERTON 1915. — Glabellle allongée, à côtés parallèles ou faiblement dilatée en avant, atteignant, ou presque, le bord antérieur du céphalon ; 3-4 sillons glabellaires discontinus, faibles, sauf les postérieurs ; lobes oculaires atteignant le sillon postérieur, mais assez écartés de la glabellle à leur extrémité postérieure ; yeux grands ; lobe palpébral non individualisé. Suture préoculaire plus ou moins divergente (au maximum de 45 degrés) ; largeur des fixigènes entre $1/2$ et $2/3$ de celle de la glabellle. Limbe frontal concave ; bourrelet frontal

étroit, mal défini ou nul. Une épine occipitale ; pointes intergénéales parfois présentes. Joues libres larges, prolongées par une pointe génale. 9 segments thoraciques à plèvres longues, falciformes, épineuses. Pygidium de taille moyenne à petite ; rachis à 2-4 anneaux axiaux ; plèvres fusionnées ou non, se prolongeant par des épines de longueur progressivement décroissante vers l'arrière, subparallèles à l'axe ou convergentes. Géorgien, Acadien (fig. 86).

Fig. 86. — *Zacanthoididæ* et *MEXICASPINAE* (*Dolichometopidæ*).

1, *Zacanthoides idahoensis* Walcott, Idaho ($\times 2$) ; 2, *Prozacanthoides optatus* Resser, Idaho ($\times 3$) ; 3, *Zacanthopsis levis* Walcott, Nevada ($\times 2$) ; 4, *Prozacanthoides alatus* Resser, Idaho ($\times 3$) ; 5, *Mexicaspis stenopyge* Lochman, Mexique, pygidium, céphalon, hypostome ($\times 1,3$). 1, 2, 4, 5, Acadien ; 3, Géorgien.



Par certaines espèces (*Zacanthoides sexdentatus* Rasetti), les *Zacanthoidæ* sont proches des *Dolichometopidæ*, par exemple de *Bathyriscus*.

1. **Zacanthopsis* Resser 1938. Point de départ de la suture préoculaire franchement écarté du sillon dorsal ; glabellle subcylindrique ; sillons glabellaires courts, mal indiqués ; limbe frontal concave, court ; fixigènes larges, autant que la glabellle ; pygidium petit, transverse, à 2 anneaux axiaux. Géorgien ; Amérique du Nord. — 2. **Prozacanthoides* Resser 1937. Point de départ de la suture préoculaire très rapproché du sillon dorsal ; limbe frontal assez large ; 1-4 paires d'épines pygidiales. Géorgien supérieur, Acadien inférieur ; Amérique du Nord. — 3. **Zacanthoides* Walcott 1888. Suture préoculaire comme 2 ; glabellle peu ou pas élargie en avant ; pygidium à 3 (4) anneaux axiaux et 4-6 paires d'épines. Géorgien supérieur à Acadien moyen ; Amérique du Nord, ? Inde.

Famille des Albertellidæ, nov. — Très voisins des *Zacanthoididæ*. Glabellle cylindrique, parfois faiblement dilatée ou rétrécie en avant. Pointes intergénéales et axiales absentes ; 7 segments thoraciques, le 3^e ou le 4^e macropleural. Pygidium à une seule paire de longues épines formées par la coalescence de plusieurs lèvres (fig. 87).

1. **Albertella* Walcott 1908. Acadien inférieur ; Amérique du Nord.

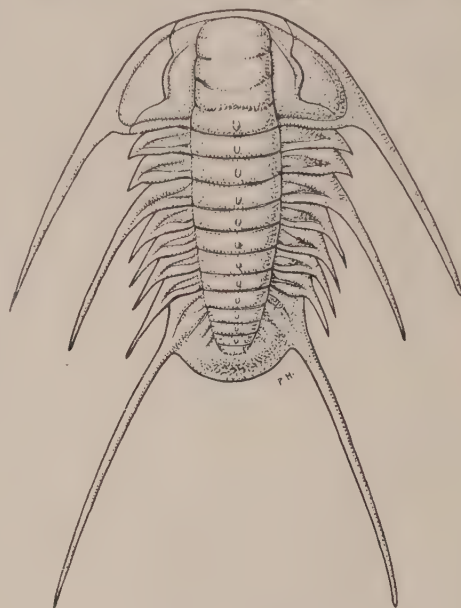


Fig. 87. — **Albertellidæ.**

Albertella helena Walcott, Acadien inférieur, Colombie britannique ($\times 2$).

Famille des Dolichometopidæ WALCOTT 1916 (= *Bathyriscidæ* Richter 1933). — Glabellle allongée, toujours élargie en avant. Yeux de taille variable, en général grands, mais n'atteignant pas le sillon postérieur ; fixigènes étroits, leur largeur entre $1/2$ et $1/3$ de celle de la glabellle. 7-11 segments thoraciques. Pygidium de taille moyenne, à bord entier ou épineux. Acadien (fig. 76, 80, 81, 86, 88, 89, 90).

Bien que polymorphe, cette famille constitue un ensemble homogène caractéristique de la province pacifique.

Les *Dolichometopidæ* à pygidium épineux sont étroitement apparentés aux *Dorypygidæ* et aux *Zacanthoididæ*. Ils diffèrent des premiers par leur glabellle plus étroite et des seconds par leurs épines pygidiales à disposition radiale et non pas longitudinale ; *Mexicaspis* fait à cet égard la transition avec les *Zacanthoididæ*.

Sous-famille des Mexicaspinae, nov. — Bord pygidial postérieur bilobé ou à 2 épines, chaque lobe ou épine pouvant englober plusieurs extrémités pleurales (cf. *Crepicephalus*) ; glabellle allongée bien contournée, à sillons nets. Acadien inférieur (fig. 81, 86).

1. **Mexicaspis* Lochman 1948. Lobes pleuraux du pygidium étroits ; pointes pygidiales parallèles à l'axe ; 4-5 anneaux axiaux ; limbe céphalique étroit. Mexique. — 2. **Fieldaspis* Rasetti 1951. Lobes pleuraux assez larges à larges ; 3-4 anneaux axiaux ; pointes pygidiales, soit longues et pointues, soit courtes et arrondies en forme de lobes ; 9 segments thoraciques. Rocheuses canadiennes.

Sous-famille des *Bathyriscinæ*, nov. — Glabellle bien contourée, à sillons nets, plus ou moins élargie en avant ; crêtes oculaires nettes, lobes palpébraux non individualisés ; limbe frontal étroit ou nul. 7-11 segments thoraciques ; pygidium de taille et de forme variables, moins large que le cranium, à bord entier ou épineux (fig. 80, 88).

Cette sous-famille groupe la quasi-totalité des *Dolichometopidæ*. La distinction des genres est souvent délicate. Certains, comme *Athabaskia*, *Dilochometopsis*, *Ptarmigania*, *Ptarmiga-*

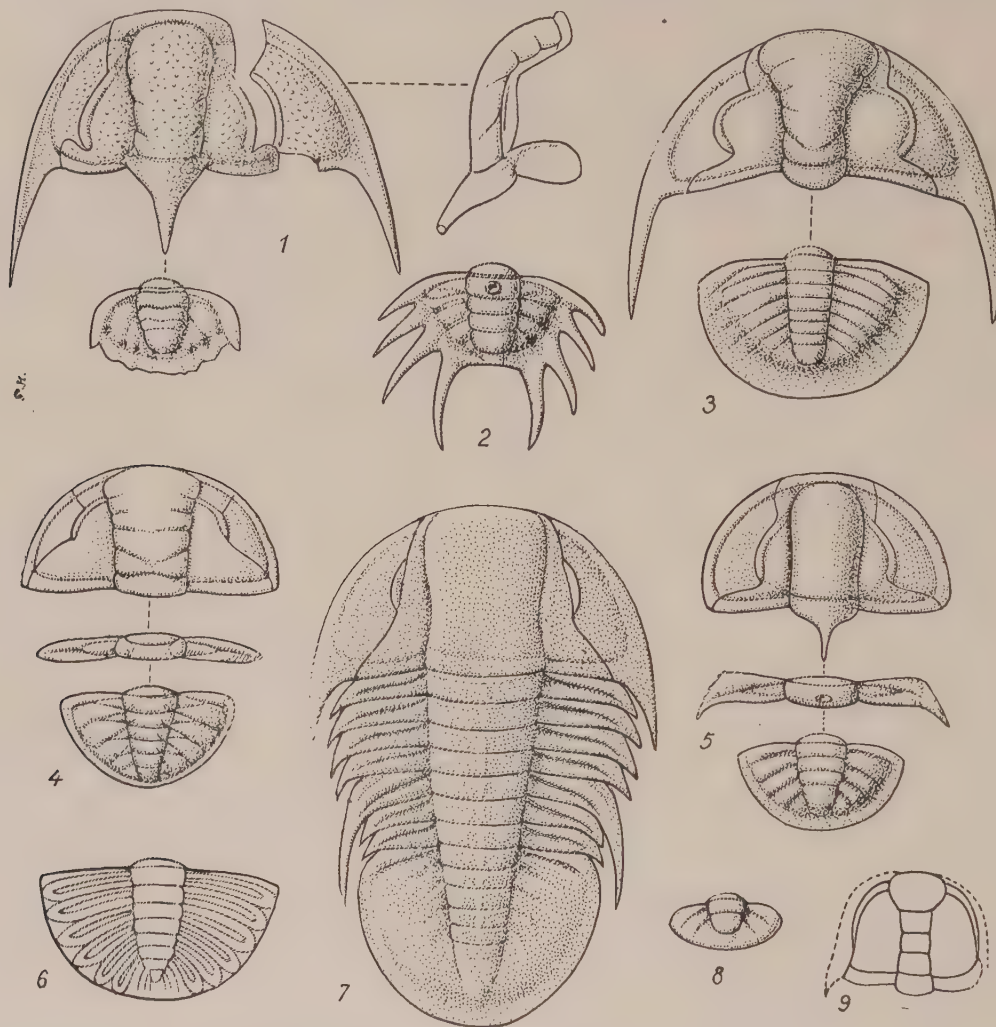


Fig. 88. — **Dolichometopidæ** (BATHYRISCINÆ, GLOSSOPLEURINÆ, HAMBURIINÆ).

1, *Ptarmigania exigua* Resser, Idaho ($\times 2,5$) ; 2, pygidium de *Dolichometopsis media* Resser, Idaho ($\times 1,3$) ; 3, *Claspidella sinupiga* Poulsen, Groenland ($\times 2$) ; 4, *Klotziella ornata* Walcott, Colombie britannique ($\times 2$) ; 5, *Amphoton deois* Walcott, Shantung ($\times 1,3$) ; 6, pygidium de *Hanburia gloriosa* Walcott, Colombie britannique ($\times 1,3$) ; 7, *Anoria tontoensis* Walcott, Arizona ($\times 0,6$) ; 8, pygidium de *Poliella anteros* Walcott, Idaho ($\times 2$) ; 9, meraspis probable d'*Amphoton deois* Walcott ($\times 14$). Tous de l'Acadien.

noides, *Stephenaspis*, ont un cranium à peu près identique et ne se distinguent que par les caractères du pygidium. Pour les diagnoses complètes, voir Poulsen (1927), Resser (1939), Rasetti (1948, 1951), etc.

3. **Klotziella* Raymond 1928. 8 segments thoraciques à plèvres caractéristiques (fig. 88). Acadien moyen ; Amérique du Nord, Sibérie. — 4. *Poliellina* Poletayeva 1936. Glabellle très large, environ 50 p. 100 de la largeur de l'anneau occipital ; sillon préoccipital transglabellulaire, les autres discontinus ; test granuleux. Acadien ; Sibérie. — 5. *Pollielaspis* Poletayeva 1936. Comme 2, mais les sillons en avant du préoccipital discontinus obsolètes. Acadien ; Sibérie. — 6. **Clavaspidella* Poulsen 1927. Glabellle très élargie en avant, yeux grands, fixigènes larges, autant que l'anneau occipital ; pygidium à bord entier, à 4-7 anneaux axiaux ; bourrelet frontal étroit ou nul. Acadien ; Groenland, Amérique du Nord. — 7. *Corynexochides* Rasetti 1948. Glabellle généralement fortement élargie en avant, anneau occipital triangulaire ou prolongé par une large épine plate ; pygidium très petit, à 1-2 anneaux axiaux. Acadien ; Québec. — 8. **Poliella* Walcott 1916. Glabellle modérément mais régulièrement élargie vers l'avant ; sillons faibles, sauf le préoccipital ; pygidium petit, sa largeur à peine 1/2 de celle du cranium ; yeux moyens à grands ; 8-19 segments thoraciques. Acadien inférieur ; Amérique du Nord. — 9. *Dolichometopus* Angelin 1852. Glabellle allongée, la longueur égalant deux fois la largeur, faiblement dilatée en avant ; sillons faibles ou nuls ; yeux moyens à grands ; limbe frontal présent, étroit ; pygidium semi-circulaire à 4-7 anneaux axiaux ; 7 segments thoraciques. Acadien ; Scandinavie. — 10. **Amphotcn* Lorenz 1906. Cranium comme 7, mais une épine occipitale ; pygidium subtransverse à 3 (4) anneaux axiaux. Acadien supérieur ; Asie E., Australie. — 11. **Bathyriscus* Meek 1873. Glabellle modérément dilatée en avant, son extrémité frontale largement arquée, subtronquée ; tous les sillons nets ; yeux petits, leur longueur entre 1/4 et 1/2 de la longueur de la glabellle ; limbe frontal étroit ; 9 segments thoraciques ; pygidium plus étroit que le cranium, à 5 (6) anneaux axiaux, bord entier ou brièvement épineux. Acadien moyen ; Amérique du Nord, Sibérie. ? Potsdamien inférieur ; Chine (fig. 80). — 12. *Bathyriscidella* Rasetti 1948. Voisin de 9, mais limbe frontal nul ; yeux petits, environ 1/4 de la longueur de la glabellle. Acadien supérieur ; Amérique du Nord. — 13. *Parkaspis* Rasetti 1951. Céphalon comme 9, mais 10-11 segments thoraciques et pygidium plus petits à 3 anneaux axiaux. Acadien supérieur ; Rocheuses canadiennes. — 14. *Fuchouia* Endo et Resser 1937. Glabellle subquadrangulaire, très faiblement dilatée en avant, subtronquée, mais extrémités antéro-latérales arrondies ; limbe frontal étroit, un bourrelet frontal net, étroit ; yeux petits, submédians. Acadien inférieur ; Asie E.

SÉRIE DE *Ptarmigania* : Glabellle allongée, modérément dilatée en avant, son extrémité frontale arrondie ; limbe frontal étroit ; sillons glabellaires généralement bien marqués, au moins les postérieurs ; pygidium de taille moyenne à petite ; 7-11 segments thoraciques.

15. **Ptarmigania* Raymond 1928. Pygidium petit, à bord denté à 4 paires d'épines et une épine postaxiale, ou denticulé, ou entier ; 2-3 anneaux axiaux ; sillons interpleuraux plus ou moins distincts ; sillons pleuraux se terminant distalement par des fossettes ; 8 segments thoraciques. Acadien moyen ; Ouest de l'Amérique du Nord. — 16. *Ptarmiganoides* Rasetti 1951. Pygidium longuement denté ; 4 paires de longues épines, plus une postaxiale ; 4 anneaux axiaux. Acadien inférieur ; Rocheuses canadiennes. — 17. **Dolichometopsis* Poulsen 1927. 4 paires de longues épines, mais pas de postaxiale. Acadien inférieur ; Groenland, Amérique du Nord. — 18. *Stephenaspis* Rasetti 1951. Pygidium subrectangulaire à une seule paire de longues épines antéro-latérales ; 9 segments thoraciques. Acadien basal ; Rocheuses canadiennes. — 19. *Athabaskia* Raymond 1928. Pygidium à bord entier, 5 anneaux axiaux. Acadien inférieur ; Amérique du Nord.

Sous-famille des *Orriinae*, nov. — Pygidium à peu près aussi grand ou plus grand que le céphalon. Glabellle allongée, à contour et sillons peu nets ; limbe frontal présent, 9 segments thoraciques. Acadien supérieur ; Amérique du Nord (fig. 89).

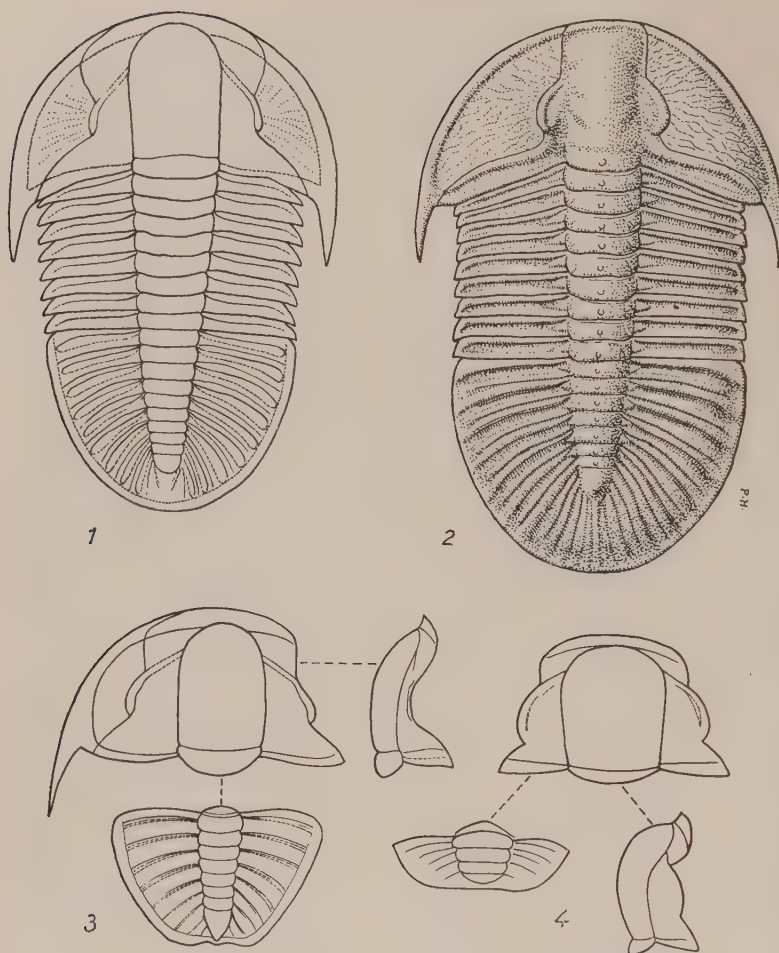


Fig. 89. — **Dolichometopidae** (ORRIINÆ), **Ogygopsidae**, **Protypidae**.

1, *Ogygopsis klotzi* (Rominger), Acadien, Colombie britannique ($\times 0,6$); 2, *Orriella elegans* Walcott, Acadien, Utah ($\times 1$); 3, *Taxioura typicalis* Resser, Acadien inférieur, Monts Wasatch ($\times 1,3$); 4, *Protypus typicus* Resser, Géorgien, Québec ($\times 2,5$).

petits, semi-antérieurs; limbe postéro-latéral large; pygidium à bord entier, 5-7 segments axiaux plus ou moins visibles et lobes pleuraux lisses. Acadien moyen; Amérique du Nord. — 24. *Prosymphysurus* Poulsen 1927. Cranidium comme 1, mais limbe frontal absent. Acadien; Groenland. — 25. ? *Giordanella* Bornemann 1891. Glabellle mal contournée en avant, yeux petits, sillon occipital absent; pygidium à bord denticulé, 5-6 anneaux axiaux et sillons pleuraux antérieurs nets. Géorgien supérieur; Sardaigne.

Sous-famille des Hanburiinæ, nov. — Suture faciale anky-

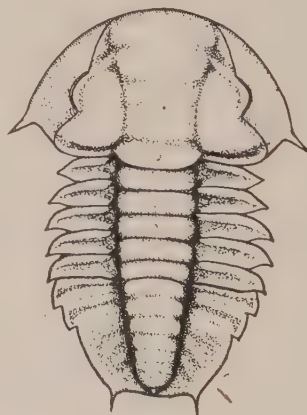
Fig. 90. — **Dolichometopidae** (VANUXEMELLINÆ).

Vanuzemella nortia Walcott, Acadien inférieur, Rocheuses canadiennes ($\times 4$). Dessin inédit de F. Rasetti.

20. **Orria* Walcott 1916. Pygidium bordé, à 7 anneaux axiaux. — 21. *Orriella* Rasetti 1948. Pygidium sans bordure, à 5-6 anneaux axiaux; une épine occipitale.

Sous-famille des Glossopleurinae, nov. — Tous les sillons glabellaires très faibles ou indistincts; largeur du pygidium égale ou supérieure à celle du cranidium; 7 segments thoraciques (fig. 88).

22. *Glossopleura* Poulsen 1927. Glabellle bien contournée, limbe frontal présent, étroit; yeux grands; limbe postéro-latéral étroit; pygidium lisse (5-7 anneaux axiaux) à bord entier. Acadien moyen; Amérique du Nord. — 23. **Anoria* Walcott 1941. Glabellle assez bien contournée, limbe frontal étroit ou nul; sillons glabellaires parfois faiblement visibles; yeux



losée (?). 7 segments thoraciques. Pygidium grand à costulation nette et sillons interpleuraux distincts. Limbe frontal présent ; sillons glabellaires nets (fig. 88).

26. **Hanburia* Walcott 1916. Acadien inférieur ; Amérique du Nord.

Sous-famille des *Vanuxemellinæ*, nov. — 5 segments thoraciques (fig. 90).

27. **Vanuxemella* Walcott 1916. Acadien inférieur ; Amérique du Nord.

Famille des *Corynexochidæ*, ANGELIN 1854. — Glabellle s'élargissant régulièrement et fortement en avant du sillon préoccipital ; sa largeur à l'extrémité frontale environ deux fois celle de l'anneau occipital ; sillons glabellaires généralement faibles ou nuls, sauf le préoccipital. Yeux typiquement petits, submédians ; lobes palpébraux souvent individualisés, crête oculaire faible ou nulle. Thorax à 6-8 segments. Pygidium de taille moyenne à petite, à bord entier ; sillons pleuraux faibles. Acadien, Potsdamien basal (fig. 80, 91).

Cette famille est, en fait, difficile à séparer de la précédente et devra probablement lui être rattachée.

Sous-famille des *Corynexochinæ*, nov. — Formes oculées (fig. 80).

1. **Corynexochus* Angelin 1854. Yeux submédians à semi-antérieurs. Acadien ; N.-E. de l'Amérique du Nord, Europe, Sibérie ; Potsdamien basal, Australie. — 2. *Bonnaspis* Resser 1936 ; Yeux médians à semi-postérieurs. Acadien moyen ; Rocheuses canadiennes. Géorgien supérieur. Espagne. — 3. *Corynexochina* Lermontova 1940. Très voisin de 1 ; glabellle plus brusquement dilatée en avant ; crêtes oculaires présentes, épaisses. Acadien ; Sibérie.

Sous-famille des *Acontheinæ*, WESTERGÅRD 1950. — Suture faciale et yeux absents ; autres caractères du céphalon comme chez *Corynexochus* ; pygidium semi-circulaire à bord entier et 3 anneaux axiaux (fig. 91).

4. **Acontheus* Westergård, 1950. Acadien ; Scanie.

Famille des *Ogygopsidæ*, RASETTI 1951. — Intermédiaire entre les *Dolichometopidæ* et les *Dorypygidæ* : céphalon comme *Bonnia*, pygidium comme *Orria*. 8 segments thoraciques. Acadien moyen ; Amérique du Nord (fig. 89).

1. **Ogygopsis* Walcott 1888. Sillons interpleuraux présents au pygidium. — 2. **Taxioura* Resser 1939. Sillons interpleuraux absents au pygidium.

Famille des *Protypidæ*, nov. — Céphalon comme *Bonnia*, mais 12 segments thoraciques (au lieu de 7-8 chez les *Dorypygidæ*). Pygidium petit, transverse, à bord entier et 3-4 anneaux axiaux.

1. **Protypus* Walcott 1886 (= *Bicaspis* Resser 1938). Géorgien ; Vermont, Québec (fig. 80, 89).

Famille des *Dorypygidæ*, KOBAYASHI 1935 (= *Kooteniidæ* Resser 1939). — Glabellle massive, saillante, atteignant le bourrelet frontal, de forme souvent variable dans un même genre ; ovale, subquadrangulaire, dilatée en avant, exceptionnellement tronco-conique ; sillons gla-

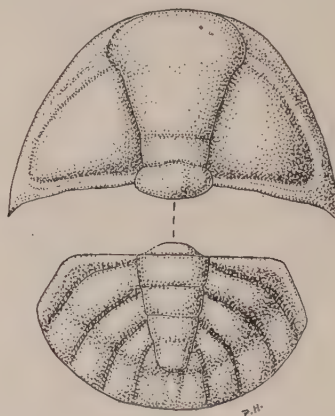


Fig. 91. — ***Corynexochidæ* (ACONTHEINÆ).**
Acontheus acutangulus Angelin,
Acadien, Scanie (× 8).

bellaires faibles ou absents ; yeux moyens à petits ; médians à semi-postérieurs, peu écartés de la glabelle ; ligne oculaire fine ou obsolète ; largeur des fixigènes inférieure à la moitié de celle de la glabelle. 7-8 segments thoraciques, rachis aussi large que les lobes pleuraux. Pygidium à peu près égal au céphalon, à 4-7 paires d'épines. Test souvent granuleux. Géorgien, Acadien (fig. 80, 92).

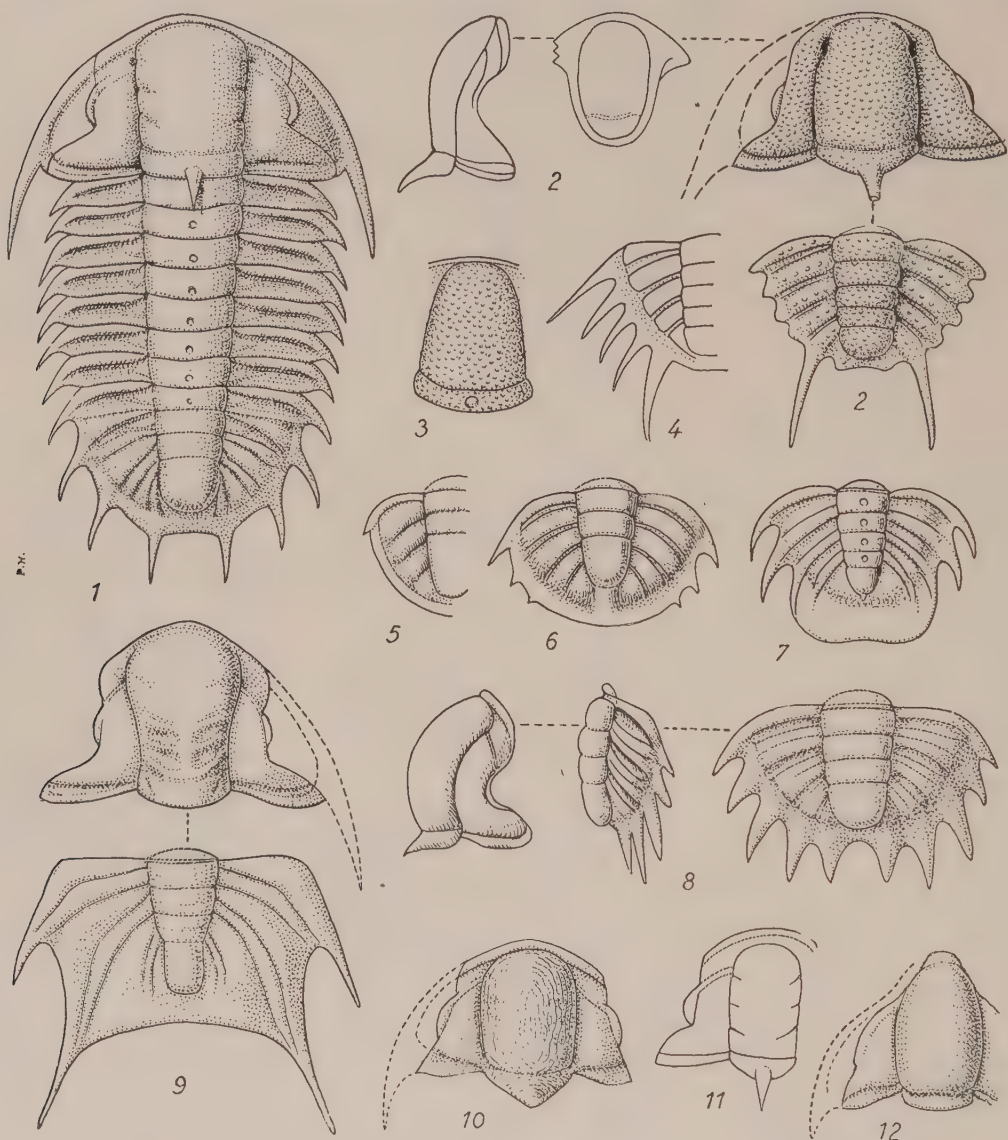


Fig. 92. — **Dorypygidæ.**

1, *Olenoides curticei* Walcott, Acadien, Alabama ($\times 1$) ; 2, *Dorypyge richthofeni* Dames, Acadien, Shantung ($\times 1,3$) ; 3, *Dorypyge pergranosa* Endo et Resser, Acadien, Mandchourie ($\times 2$) ; 4, pygidium de *Dorypyge manchuriensis* Endo et Resser, Acadien, Mandchourie ($\times 2$) ; 5, pygidium de *Bonnia senecta* (Billings), Géorgien, Colombie britannique ($\times 2$) ; 6, pygidium de *Bonnia bubaris* Walcott, Géorgien, Pennsylvanie ($\times 2$) ; 7, pygidium de *Bonniella desiderata* (Walcott), Géorgien, Vermont ($\times 1,3$) ; 8, *Kootenia convoluta* Resser, Acadien, Idaho, profil du cranium et pygidium ($\times 1,5$) ; 9, *Holteria problematica* Walcott, Potsdamien, Nevada ($\times 0,6$) ; 10, *Bonnia parvula* (Billings), Géorgien, Labrador ($\times 3$) ; 11, *Bonniella desiderata* (Walcott), Géorgien, Vermont ($\times 1,5$) ; 12, *Bonniopsis nasuta* Poulsen, Géorgien, Terre d'Ellesmere ($\times 2,7$).

TABLE DES MATIÈRES

DU TOME XXXIX

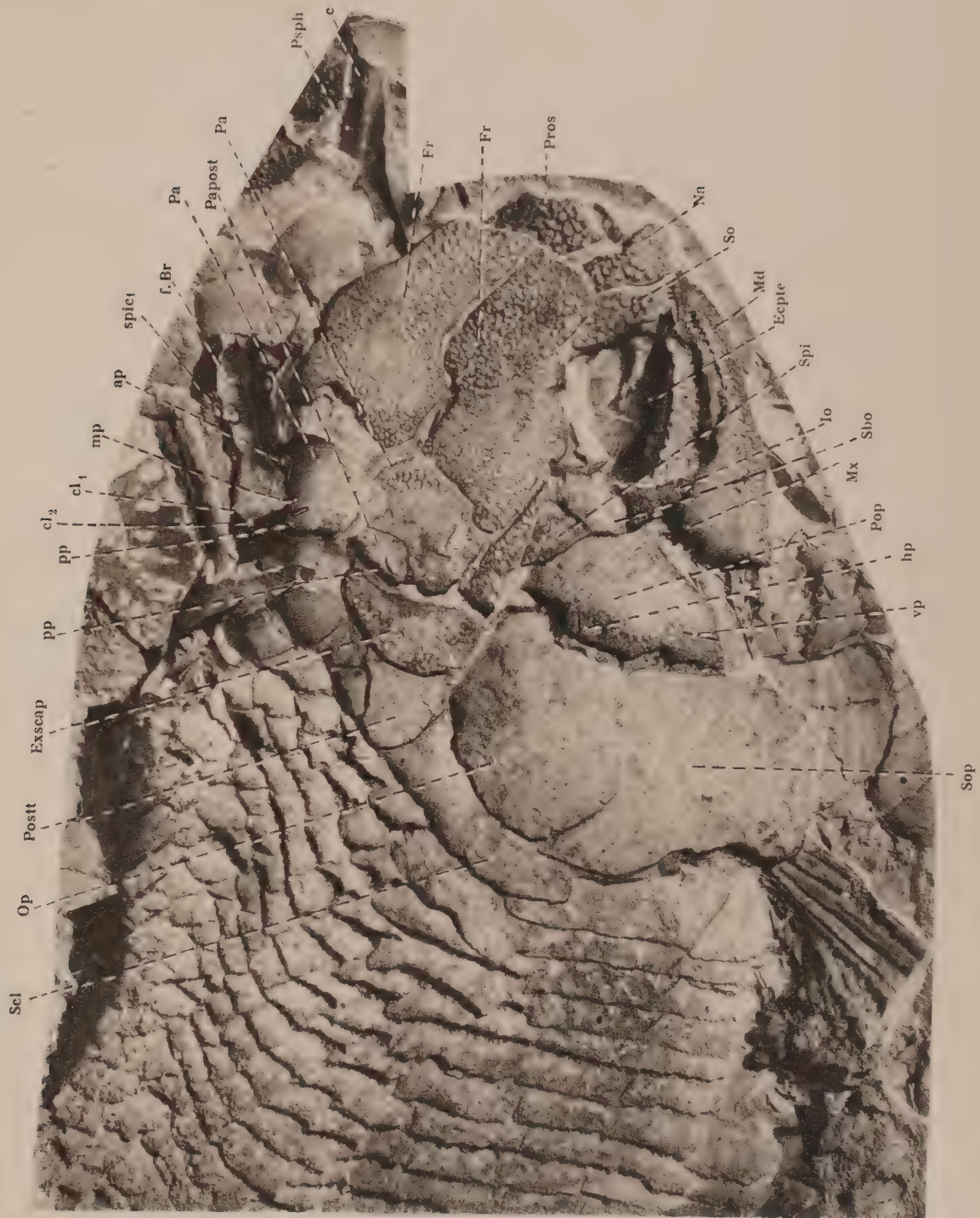
J.-P. LEHMAN. — Étude d'un <i>Perleidus</i> du Trias de Madagascar	1-18
L. PALES et P. WERNERT. — Une mandibule pathologique de grand Bovidé du lœss d'Achenheim (Bas-Rhin).....	19-26
S. SCHAUB. — La trigonodontie des Rongeurs simplicidentés.....	27-57
P. HUPÉ. — Classification des Trilobites.....	59-168

PERLEIDUS DU TRIAS DE MADAGASCAR

PLANCHE I.

PERLEIDUS MADAGASCARIENSIS Piveteau ($\times 2,7$). — Collection École des Mines, Paris. Joue et toit cranien.

Epte, ectoptérygoïde ; *Ex Ω scap*, extrascapulaire ; *Fr*, frontal ; *Io*, infraorbitaire ; *Md*, mandibule ; *Mx*, maxillaire ; *Na*, nasal ; *Op*, opercule ; *Pa*, pariétal ; *Pa post*, composant anamestique postérieur du pariétal ; *Pop*, préopercule ; *Post Ω t*, posttemporal ; *Pros*, postrostral ; *Psph*, parasphénoïde ; *Sbo*, sous-orbitaire ; *Scl*, supracleithrum ; *So*, supraorbitaire ; *Sop*, sous-opercule ; *Spi*, spiraculaire ; *ap*, pit line antérieure du pariétal ; *c*, côte médiane du parasphénoïde ; *cl₁*, *cl₂*, canaux contenant des rameaux de la branche dorsale du IX allant vers le canal infraorbitaire ; *font*, cartilage du bord de la fontanelle dorsale ; *f. Br*, fosse de Bridge ; *hp*, pit line horizontale de la joue ; *mp*, pit line moyenne du pariétal ; *pp*, pit line postérieure du pariétal ; *pr. asc*, processus ascendant du parasphénoïde ; *spic₁*, orifice supérieur du canal spiraculaire ; *vp*, pit line verticale de la joue.



Ph. Ahl, Stockholm

Crâne dermique

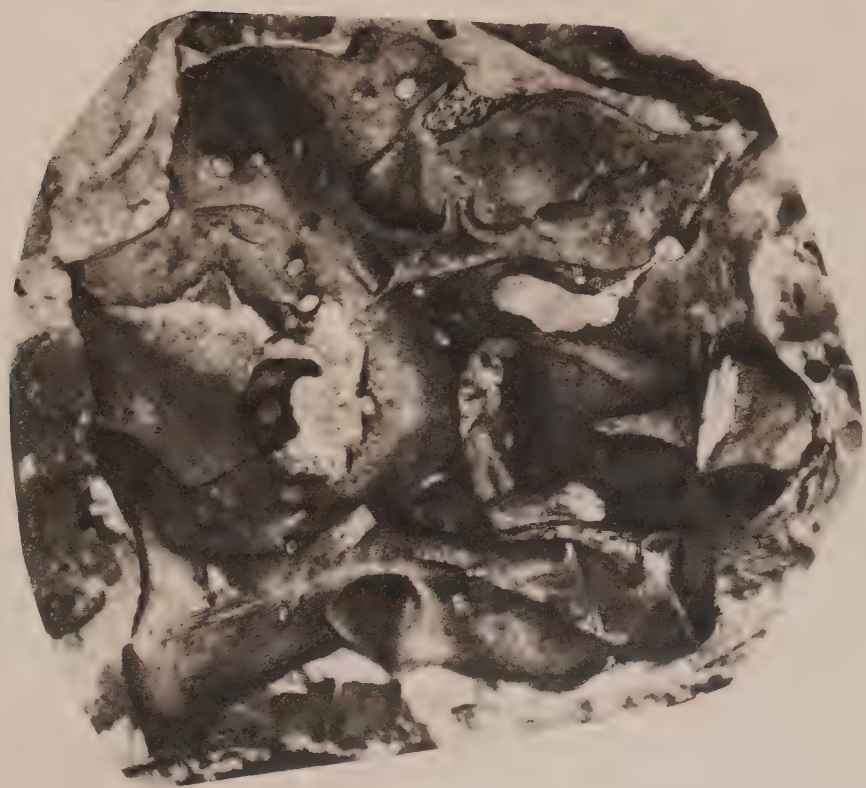
Phototypie Duval.

PERLEIDUS DU TRIAS DE MADAGASCAR

PLANCHE II.

PERLEIDUS MADAGASCARIENSIS Piveteau ($\times 5$ environ). — Collection École des Mines, Paris. Endocrâne (négatif). Les deux photographies sont identiques ; une est sans légende pour plus de clarté.

a. hy. op, canal de l'artère hyooperculaire ; *ap*, canal vasculaire issu de l'origine d'une des racines de l'aorte ; *ap₁*, *ap₂*, canaux vasculaires correspondant au canal *ap*, mais dédoublés par rapport à celui-ci ; *aps*, sillon de l'artère pseudobranchiale efférente ; *car. ext.*, sillon de l'artère carotide externe ; *car. int.*, canal des carotides internes (anastomose de ces vaisseaux dans le plan médian du crâne) ; *cn*, canal notochordal ; *c. trh*, canal du tronc hyoïdéomandibulaire du facial ; *f. hm*, fossette d'insertion de l'hyomandibulaire ; *f. hyp*, fosse hypophysaire ; *f. m*, foramen magnum ; *f. occ. lat.*, fente occipitale latérale ; *font. pit*, fontanelle pituitaire ; *f. ot Ω v.*, fente oticale ventrale ; *jd*, dépression jugulaire ; *my*, myodome ; *pr. po*, procès postorbitaire ; *ram. dors*, canal d'un rameau de l'ophtalmicus lateralis à destination du canal supraorbitaire (?) ; *r. aort.*, sillon d'une racine de l'aorte ; *r. ot*, canal du ramus oticus facialis ; *spic₂*, orifice inférieur du canal spiraculaire ; *t*, orifice nerveux ou vasculaire (voir texte p. 16) ; *tv*, orifice nerveux (voir texte p. 16) ; *va*, orifice vasculaire (voir texte p. 16) ; *V. en. p*, orifice de la veine encéphalique postérieure ; *v. pit*, canal de la veine pituitaire ; *v. font.*, fontanelle vestibulaire ; *v. hy*, canal ou orifices de la veine hyomandibulaire ; *x*, orifice de rôle indéterminé ; *V*, orifice des branches maxillaire et mandibulaire du trijumeau ; *V'*, orifice de la branche ophtalmique du trijumeau ; *VI*, moteur oculaire externe ; *VII*, canal du facial ; *IX*, orifice du glossopharyngien ; *IXd₁*, *IXd'₁*, sillons de la racine dorsale du glossopharyngien ; *X*, orifice du vague.



Ph. Ahl, Stockholm

Endocrâne

Phototypie Duval.



MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS,
Libraires de l'Académie de Médecine,
120, boul. Saint-Germain, Paris (VI^e).
Dépôt légal : N^o 1715, 1^{er} trim. 1953.
MARCA REGISTRADA

Imprimé en France.

3949-4-1954. — Imprimerie CRÉTÉ,
Corbeil-Essonnes (Seine-et-Oise).

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

PUBLICATIONS PÉRIODIQUES

18, rue Pierre-Curie, Paris (V°). — Tél. : ODÉON 10-01

BULLETIN ANALYTIQUE DU C. N. R. S.

70 000 à 80 000 extraits par an. — 3 500 périodiques dépouillés.

PREMIÈRE PARTIE (*Sciences mathématiques, physiques, chimie*).

SECONDE PARTIE (*Sciences biologiques*).

Abonnement annuel : 3 000 francs par partie pour la France ; 4 000 francs pour les territoires d'outre-mer et l'étranger.

Tarif spécial pour les chercheurs du C. N. R. S. et les laboratoires universitaires.

JOURNAL DES RECHERCHES DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

Revue trimestrielle publiant des articles de recherches faites dans les différents laboratoires du C. N. R. S.
Abonnement : 900 francs pour 6 numéros.

ANNALES DE LA NUTRITION ET DE L'ALIMENTATION

Publiées sous l'égide du Centre national de coordination des Études et Recherches sur la nutrition et l'alimentation.

Revues bimestrielles synthétiques et critiques.

Abonnement annuel : 900 francs pour la France ; 1 000 francs pour l'étranger.

ARCHIVES DES SCIENCES PHYSIOLOGIQUES

Publiées sous l'égide du Comité directeur des Sciences physiologiques.

Publient uniquement des travaux originaux, à l'exclusion de toute revue générale.

Elles paraissent par fascicules trimestriels de 125 à 150 pages chacun.

Abonnement annuel : 900 francs pour la France ; 1 000 francs pour l'étranger.

PUBLICATIONS NON PÉRIODIQUES

EUSTACHE : La province alpine..... 375 fr.

MASSON et C^{ie}, ÉDITEURS, 120, boulevard Saint-Germain, Paris (6^e).

TRAITÉ DE PALÉONTOLOGIE

publié sous la direction de

Jean PIVETEAU

Professeur à la Sorbonne

Secrétaire de Rédaction : Colette DECHASEAUX, Maître de Recherches au C. N. R. S.

Tomes parus :

TOME I. — *Les stades inférieurs d'organisation du règne animal. Introduction. Généralités. Protistes. Spongiaires. Cœlentérés. Bryozoaires.* 1952. 732 pages, 1 194 fig., 29 pl. in texte, 10 pl. hors texte en phototypie, 16 tableaux ... Broché : 7 970 fr. Cartonné toile : 8 545 fr.

TOME II. — *Problèmes d'adaptation et de phylogénèse. Brachiopodes. Chétognathes. Annélides. Mollusques.* 1952. 790 pages, 828 figures, 27 planches in texte, 24 planches hors texte en phototypie..... Broché : 8 640 fr. Cartonné toile : 9 310 fr.

TOME III. — *Les formes ultimes d'Invertébrés. Morphologie et évolution. Onychophores. Arthropodes. Échinodermes. Stomocordés.* 1953. 1 064 pages, 1 275 figures, 17 planches in texte..... Broché : 9 600 fr. Cartonné toile : 10 320 fr.

Paraîtront ensuite :

TOME IV. — *L'origine des Vertébrés. Leur expansion dans les eaux douces et le milieu marin.*

TOME V. — *La sortie des eaux. Naissance de la Tétrapodie. L'exubérance de la vie végétative. La conquête de l'air.*

TOME VI. — *L'origine des Mammifères et les aspects fondamentaux de leur évolution.*

TOME VII. — *Vers la forme humaine. Le problème biologique de l'Homme. Les époques de l'Intelligence.*

